BOOKS

CAB INTERNATIONAL
MYCOLOGICAL INSTITUTE
LIBRARY

IMI \ Books / CE1

IMPERIAL BUREAU
5 NOV. 1924
OF MYCOLOGY

THÈSE

POUR

LE DOCTORAT

La Faculté n'entend donner aucune approbation ni improbation aux opinions émises dans les thèses : ces opinions doivent être considérées comme propres à leurs auteurs.

Série A : 713
N° d'ordre :
1477

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Rémi CEILLIER

1re THÈSE. — Recherches sur les facteurs de la répartition et sur le rôle des mycorhyses.

2e THÈSE. — Proposition donnée par la Faculté.

Soutenues le 21 novembre 1912, devant la Commission d'Examen :

M. Gaston BONNIER, *Président*
MM. E. HAUG, E. HÉROUARD } *Examinateurs*

PARIS
JOUVE ET Cie, ÉDITEURS
15, rue Racine

1912

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES

MM.

DOYEN	P. APPELL, *Professeur.*	Mécanique rationnelle.
DOYEN HONORAIRE	G. DARBOUX, *Professeur.*	Géométrie supérieure.
PROFESSEURS HONORAIRES	Ch. WOLF.	
	J. RIBAN.	
PROFESSEURS.	LIPPMANN . .	Physique.
	BOUTY . . .	Physique.
	BOUSSINESQ .	Phys. mathém. et Calcul des probabilités.
	PICARD. . . .	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ .	Astronomie mathémat. et mécan. céleste.
	Y. DELAGE . .	Zoologie, anatomie, physiol. comparées.
	Gaston BONNIER	Botanique.
	DASTRE . . .	Physiologie.
	KŒNIGS . . .	Mécanique physique et expérimentale.
	VELAIN. . . .	Géographie physique.
	GOURSAT. . .	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN. . . .	Histologie.
	HALLER. . . .	Chimie organique.
	JOANNIS. . . .	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET	Physique (Enseignement P. C. N.).
	WALLERANT . .	Minéralogie.
	ANDOYER. . .	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ. . .	Mathématiques générales.
	HAUG.	Géologie.
	HOUSSAY. . .	Zoologie.
	H.LE CHATELIER	Chimie.
	Gab.BERTRAND	Chimie biologique.
	Mme P. CURIE.	Physique générale.
	CAULLERY . .	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ . .	Chimie appliquée.
	G. URBAIN . .	Chimie.
	Emile BOREL .	Théorie des fonctions.
	MARCHIS . . .	Aviation.
	Jean PERRIN. .	Chimie physique.
	G. PRUVOT . .	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	MATRUCHOT .	Botanique.
	ABRAHAM . .	Physique.
	N.	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	N.	Calcul différentiel et Calcul intégral.
PROFESSEURS ADJOINTS.	PUISEUX . . .	Mécanique et astronomie
	LEDUC	Physique.
	MICHEL . . .	Minéralogie.
	HÉROUARD . .	Zoologie.
	L. BERTRAND .	Géologie.
	R. PERRIER . .	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	MOLLIARD. . .	Physiologie végétale.
	COTTON	Physique.
	LESPIEAU . . .	Chimie.
	GENTIL.	Pétrographie.
	SAGNAC	Physique (Enseignement P. C. N.).
	PEREZ	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
SECRÉTAIRE .	D. TOMBECK .	

A MON PÈRE ET A MA MÈRE

A MES FRÈRES

A MA FIANCÉE

A MON CHER MAITRE

MONSIEUR LE PROFESSEUR GASTON BONNIER

Membre de l'Institut

Chevalier de la Légion d'honneur

Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Paris

Hommage de profonde et respectueuse reconnaissance.

R. C.

PRÉFACE

Le problème des mycorhizes (1) et de leur « signification » comme l'a dit très justement Stahl (2), est depuis longtemps à l'ordre du jour ; la présence de ces filaments mycéliens dans les cellules d'une racine, d'abord simple observation notée en passant et formulée sans y attacher d'importance par plusieurs auteurs dans le milieu du siècle dernier, a pris peu à peu un intérêt toujours plus grand au fur et à mesure que l'on reconnut d'abord que leur présence était normale, et non comparable à celle d'un parasite destructeur; ensuite qu'elle était constante pour beaucoup de plantes ; enfin qu'elle paraissait même être utile et peut-être indispensable pour un certain nombre. Chaque année les travaux se sont faits plus nombreux sur cette question si simple au début, si singulière et si complexe par la suite : et leur nombre aujourd'hui s'élève certainement à plus d'un millier.

Il peut paraître singulier que des recherches si nombreuses, poursuivies depuis trente ans et plus par nombre de savants éminents — tels que Frank. Wahrlich, Stahl ou Treub — n'aient pas encore amené la solution définitive

---

1. Ce mot a été écrit, surtout par les Allemands, de diverses manières : avec un *c* ou avec un *k*, avec un ou avec deux *r*. D'après son étymologie, on doit l'écrire avec un *c* et un seul *r* ; c'est cette orthographe que nous adopterons. Il est du genre féminin (plusieurs auteurs l'ont écrit au masculin, comme MM. H. Jacob de Cordemoy, R. Ferry, etc.)

2. *Jahrb. für d. wiss. Botan*, 1900.

de ce problème ; et cependant il s'en faut de beaucoup encore que les auteurs soient aujourd'hui d'accord sur les caractères morphologiques et sur le rôle des mycorhizes : de nombreuses théories ont été proposées, qui embrassent l'échelle des opinions les plus opposées, depuis celles qui ne veulent voir dans les endophytes qu'une forme un peu spéciale du parasitisme mycélien (1) ou au moins d'un saprophytisme sans association symbiotique (2), jusqu'à celles qui veulent voir dans l'endophyte un élément indispensable à la vie de la plante au moins dans un très grand nombre de cas (3). Et si ces théories n'ont pas toutes survécu, on reste encore aujourd'hui en présence d'opinions absolument contradictoires ; bien mieux, les auteurs divergent souvent de façon complète sur de simples faits matériels et des points de pure observation, comme nous le verrons dans la première partie.

Je m'étais proposé, en commençant ces recherches sur le vaste sujet du problème mycorhizien, d'étudier ces productions seulement chez les cryptogames, à la suite de Mollberg, Kny, Böttger, Treub, Peklo, Grevillius, Nemec, Bruchmann, Beauverie, Garjeanne, Kuhn, Leitgeb, Lang, Gœbel, etc. Mais, constatant bientôt que sur la question tout entière il n'existait encore aucune loi sûre, aucune donnée bien générale et fermement établie, j'ai été amené peu à peu à dévier de mon but primitif, et à chercher à interpréter les observations et les faits accumulés depuis tant d'années au sujet de cette curieuse question. Cette étude est si vaste d'une part, si difficile et si complexe de l'autre par toutes les parties de la science auxquelles elle touche, qu'on ne saurait supposer un instant que ce travail soit définitif, ni qu'il prétende apporter à ce problème la solu-

---

1. Gibelli, Garjeanne, Peklo, Hartig, Sarrauw, Groom (pour les Éricacées et les mycorhizes ectotrophes).
2. Gallaud.
3. Frank, Stahl, Janse, Schlicht, Groom (pour les Orchidées).

tion absolue. J'espère cependant que cette contribution aura pu apporter quelques idées ou observations nouvelles, et surtout quelque mise au point dans la masse, déjà énorme, des théories qu'il s'agit de réduire à un certain nombre de systèmes bien nets, que l'on puisse opposer et comparer à conditions égales.

C'est dans le laboratoire de M. le professeur Gaston Bonnier, à la Sorbonne, que j'ai poursuivi ces recherches ; qu'il me permettre de lui exprimer ma profonde et respectueuse reconnaissance pour tout ce que je lui ai dû en bien des circonstances, depuis mon entrée dans son laboratoire jusqu'à la publication de ce travail.

Rémi Ceillier

Recherches sur les Facteurs de la répartition

ET SUR LE ROLE DES

MYCORHIZES

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE ET ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

MÉTHODE ET PLAN DE CE TRAVAIL

Le mot de mycorhize a été créé par Frank pour désigner l'organe formé par l'union d'une racine (d'arbre ou d'orchidée) et d'un champignon dit *ectophyte* ou *endophyte* (1) selon qu'il reste à la surface de la racine en un réseau n'intéressant que l'assise externe, ou que les filaments du champignon pénètrent dans les cellules profondes en y formant des pelotons ou des masses boursouflées. Ce terme, s'il est commode, a d'abord le défaut de supposer *a priori* que racine et champignon forment désormais un organe spécial, une « *entité morphologique* » selon

1. Ce terme a été créé par Reissek en 1846. Noll (*in Lehrbuch der Botanik* von Strasburger, etc. 5te Aufl. Jena 1902), emploie le terme *d'exotrophique* au lieu *d'ectotrophe*, ainsi que plusieurs autres auteurs allemands ou français.

l'expression même de Frank — conception qui lui a été suggérée par l'aspect spécial, déformé et coralloïde, que prennent assez souvent les racines attaquées— ; puis celui de laisser entendre que seule la racine peut être ainsi unie à un mycelium, à l'exclusion des rhizômes ou de la tige dressée ; ce qui n'est pas toujours exact, ainsi que nous le verrons. Aussi pour plus de précision, emploierons-nous le terme d'endophyte ou d'ectophyte pour désigner le champignon (excepté toutefois dans cette première partie, consacrée à l'exposition de l'histoire des doctrines sur ce point), et la « mycorhize » de Frank sera plutôt désignée, à l'occasion, sous la dénomination de *mycophyte*, ou « d'organe infesté » — ce dernier terme ne préjugeant en rien, toutefois, d'une action nocive ou non exercée sur les tissus et la plante par le champignon.

La présence de filaments et surtout de pelotons étrangers dans une racine, a été constatée dès 1840 par Link (1) dans l'écorce de la plantule tubérisée des Orchidées, mais il n'en démontra pas le caractère mycélien. Ces productions furent étudiées en 1846 par Reissek (2) chez plusieurs orchidées, notamment chez *Neottia Nidus-Avis* et les *Orchis Morio, viridis* et *bifolia;* il en reconnut la nature mycélienne, tout en commettant des erreurs au sujet de leur formation et aussi de leur spécification déterminée à la suite de cultures qui à cette époque ne pouvaient être à l'abri des envahissements septiques. Schleiden (3) en 1849 ne considérait que comme des trabécules de protoplasma et comme des invaginations de la membrane, les hyphes de l'endophyte des cellules radicales de *Neottia* : ce n'est que plus tard qu'il reconnaît la nature mycélienne de ces

---

1. *Icones select. anat. botan.* Le fasc. IV, pl. 5, Berlin (1842) montre la mycorhize du *Psilotum*,

2. *Die Endophyten der Pflanzenzelle.* Wien, 1846.

3. *Grundzüge der wissensch. Botanik.* 3te. Aufl. I, p. 303.

productions, ainsi qu'Irmisch (1) en 1853. Schacht (2) en 1854, retrouve des formations analogues dans deux Orchidées de mode de vie assez particulier, *le Limodorum abortivum* et *l'Epipogon Gmelini*. A partir de ce moment, les observations deviennent de plus en plus nombreuses; Prillieux (3) et Fabre (4), en 1856. étudient les Ophrydées et le *Loroglossum*; puis c'est dans les cryptogames que l'on reconnaît des invasions mycéliennes; dès 1843 d'après Leitgeb (5), Gottsche ainsi que Schleiden en auraient vu dans les Muscinées (*Preissia commutata*), mais ils prirent ces filaments pour des vaisseaux conducteurs, et c'est Schacht qui indiqua la nature exacte de ces formations en 1852. Milde (6) en 1869, van Tieghem en 1870 dans son Mémoire classique sur la symétrie des plantes vasculaires (7), Russow (8) en 1872, les retrouvent dans *Botrychium* et *Ophioglossum* ; Kny et Böttger (9) en 1879, chez les Marchantiacées. La liste des plantes infestées s'enrichit de plus en plus, et les observations de Reinke (10) et de Drude (11) en 1873 sur *Corallorhiza*, *Epipogon* et *Mono-*

---

1. *Beitr. zur Biolog. und Morphol. der Orchideen.* Leipzig 1853.

2. *Monatsberichte der Berlin. Akad. der Wissensch.* VII, 1854. — Nous ignorons si c'est ce même Schacht qui dans son livre sur *les Arbres* (trad. fr. de E. Morren, Rotschild à Paris, 1865) dit p. 200 que « les prétendus champignons radicaux (*Wurzelschwämmchen*) .. ont été mal compris. C'est la partie déjà morte de la piléorhize, de même que les cellules corticales desséchées... que l'on avait prises pour des champignons. »

3. *Ann. des Sc. natur.* (Botan.) 1856 et 1860.

4. *Ibidem.*

5. *Denkschrift der Akad. der Wissensch.* Wien 1865.

6. *Botrychiorum Monographia.* Verhandl. der Königl. zool. botan. Gesellsch. Wien, 1869.

7. *Ann. Sc. nat.* (Bot.) Série V, vol. XIII. Il établit nettement la comparaison, reprise depuis et sur laquelle nous aurous à revenir, entre le développement des Ophioglossées et celui des Orchidées.

8. *Mémoires de l'Académ. impér. des Sciences de Pétersbourg,* XIV, 1872.

9. *Verhandl. des botan. Vereins der Prov. Brandenburg,* 1879.

10. *Flora,* Bd LVI, 1873.

11. *Die Biolog. von Monotropa hypopitys...* u. s. w. Göttingen, 1873.

tropa, montrent la constance des mycorhizes chez beaucoup de plantes semi-parasites ou saprophytes ; mais ce ne sont encore là que des constatations isolées qui s'accumulent, souvent non exemptes d'erreurs : les deux derniers auteurs ainsi que Mollberg (1) en 1884 dans un travail d'ailleurs savant et utile, voient dans les masses pâteuses provenant des pelotons mycéliens, un simple mucilage : « Drude est d'avis qu'on peut le rapprocher de l'arabine, Reinke considère ce mucilage comme une particularité anatomique des racines d'Orchidées. » (2) Wahrlich (3) les prend pour des spores, conception qui restera longtemps enracinée, mais aujourd'hui formellement niée en ce qui concerne les pelotons intracellulaires. En tous cas, aucune idée d'ensemble n'avait encore dégagé un principe biologique général de ces phénomènes considérés comme purement accidentels ou parasitaires.

Le premier auteur qui ait proposé la conception d'une association normale de type dit symbiotique, paraît être Tulasne en 1862, après avoir considéré en 1841 comme un simple parasite l'*Elaphomyces* uni aux racines d'arbres. Puis Pfeffer (4) en 1877 adopte, précise et développe cette idée. Les auteurs ont été amenés à cette hypothèse bien moins par l'étude des endophytes de plantes autotrophes, saprophytes ou parasites, que par celle d'une autre catégorie de champignons, les ectophytes : ceux-ci, évidemment plus faciles à voir, avaient été signalés dès 1840 par Hartig (5), qui avait reconnu l'existence d'un manchon formé par un reticulum d'hyphes sur l'extrémité des radicelles des Conifères (*Pinus sylvestris*) — mais en se trompant grossièrement sur sa nature : « Pour moi, écri-

---

1. *Jenaer Zeitschrift*, 1884.
2. Lendner, *Revue mycolog.* n° 77, janvier 1898, p. 1.
3. *Botan. Zeitung*, 1886. pp 481-497.
4. *Landwirthsch. Jahrbuch*, 1877.
5. *Vollständige Naturgesch. der forstl. Culturpflanz. Deutschl.* Berlin, 1840.

vait-il, ce réseau à anastomoses est un ensemble de canaux intercellulaires ramifiés entourant toute la surface de la cellule » et dans le but de stimuler le fonctionnement de celle-ci. L'erreur était toutefois excusable, en ce qu'il existe effectivement un reticulum de soutien dans l'assise subéreuse de l'écorce radicale de divers Conifères, comme l'a reconnu en 1865 Nicolaï, qui a d'ailleurs confondu, lui aussi, ces deux systèmes de réseaux, jusqu'à l'interprétation définitive du dernier par van Tieghem en 1871 et 1881 ; précisément les Conifères à reticulum de soutien (*Juniperus*, *Thuya*) n'ont point de mycorhizes ectotrophes (1) (ils en ont d'endotrophes) d'après M. Sarrauw (2), alors que les Abiétinées n'en ont pas et possèdent en revanche le réseau mycélien de Hartig. Gasparrini en 1856 n'interpréta pas mieux les ectophytes qu'il découvrit sur les radicelles de *Pinus Halepensis*. Nous avons vu que H. Schacht (*les Arbres*) n'admettait pas la nature mycélienne des « pelotes radicales », qu'il considérait comme des débris de tissus. L'interprétation exacte de ces filaments n'est donnée qu'en 1874 par Janczewski, qui reconnaît en eux les hyphes d'un champignon, auquel il attribue le pouvoir de rendre dichotomes (3) les racines du *Pinus Strobus*. Bruchmann, la même année, reconnaissait une « croûte mycélienne » (*Pilzscheide*, Rees 1880) sur le *Pinus silvestris*. On voit que tous ces auteurs portaient à ce moment leur attention sur des arbres: si bien que Drude ayant recherché en 1873 des mycorhizes ectotrophiques chez *Monotropa Hypopitys*, décrivit en réalité celles du *Picea excelsa*, comme le démontrait huit ans plus tard Kamiensky (4) en reprenant

1. Plusieurs auteurs allemands ou français écrivent *exotrophes*.
2. *Revue mycologique*, n° 100, oct. 1903, pp. 160-161.
3. Le même rôle a été attribué aux endophytes par von Solms-Laubach (*Ann. Buitenzorg*, 1884).
4. *Mém. de la Soc. des sciences natur. et mathém. de Cherbourg*, 1881.

la même étude chez cette Monotropée, où Ryland avait déjà vu des ectophytes bien avant Drude d'après Gallaud (1). Rees, en 1877, trouve les vraies mycorhizes du *Picea*, von Tubeuf en voit aussi chez d'autres Conifères.

Chez les Cupulifères, Gasparrini dès 1856 observe les racines coralloïdes et entourées de moisissures confervoïdes, chez *Castanea* et *Corylus ;* et en 1862, Tulasne comme nous l'avons dit, commençait à considérer les racines de Cupulifères comme associées symbiotiquement aux *Elaphomyces* qui se relient à elles — fait qui était connu depuis longtemps, mais jusqu'alors considéré comme un vulgaire parasitisme. Résa en 1877 trouve des mycorhizes ectotrophes (simple fait de parasitisme à son avis) chez *Fagus* dont les radicelles déformées prennent un aspect moniliforme ; Boudier (2) vers la même époque discute la question du parasitisme des *Elaphomyces*, et Müller en 1878 reconnaît la constance (fort exagérée, disons-le tout de suite) de l'infestation mycorhizienne chez les plantes de sol humeux : point important, qui prépare la théorie de Frank. Ce dernier auteur en effet, comme tous ceux que je viens de citer, a surtout édifié sa théorie sur l'étude des mycorhizes d'arbres à mycelium externe : en 1881, Kamiensky (3) dans son Mémoire sur le *Monotropa* et ses relations avec les arbres, avait montré que ce végétal, longtemps considéré comme un pur parasite arboricole (4), communique avec l'humus ambiant, et aussi avec les racines du Hêtre, au moyen d'hyphes de nature mycorhizienne : il en conclut que le champignon est pour la plante mycorhizée

---

1. Thèse (*Revue générale de botan.*, XVII), 1904, p. 6. Je n'ai pu retrouver la trace du travail de Ryland.
2. *Bullet. de la Soc. botan. de France*, t. XXIII, 1876.
3. *Loc. cit*
4. Une remarque faite par Royer (*Flore de la Côte-d'Or*, I, p. 60) à la même époque (1881) est pourtant très suggestive : [le *Monotropa* vit] « dans une terre traversée par un abondant mycélium blanc, et si le *M. Hypopitys* est parasite, il ne peut l'être que sur ce mycélium. »

un organe d'absorption ; et cette hypothèse est adoptée, développée et à peu près imposée par Frank (1), dont les travaux (1883) proclament que « l'arbre ne tire pas lui-même sa nourriture du sol : les filaments mycéliens qui enveloppent complètement les racines absorbantes, lui procurent toute sa nourriture (2) ». — « Für die Bäume der Waldhumus eine wichtigte Nahrungsquelle ist, und... ihnen durch ihre Mykorhiza-Pilze des Humusbestandheile besonders leicht nutzbar gemacht werden (3). » Pfeffer dès 1877 avait émis cette idée. Pour appuyer une affirmation aussi singulière (et fort exagérée, disons-le tout de suite), Frank pose en principe que les racines transformées en mycorhizes ectotrophes n'ont pas de poils radicaux, qui sont remplacés par les hyphes : « les racines enveloppées par le manchon de filaments mycéliens, manquent toujours des poils absorbants au moyen desquels les plantes à structure normale puisent dans le sol les matériaux nutritifs. L'absence des organes d'absorption, correspondant à la présence d'un réseau de filaments mycéliens qui enserre les tissus de la racine, ne peut manquer de suggérer l'idée d'une suppléance de fonctions (4). » Cette observation encore était inexacte, ou du moins trop généralisée, nous allons le voir bientôt ; d'ailleurs, moins de dix ans plus tard, Frank devait se montrer beaucoup plus modéré, et à la suite d'une étude sur le substratum du *Fagus*, il soutenait seulement que « les champignons des mycorhizes ne nourrissent pas nécessairement les racines des plantes, mais qu'ils tirent de l'humus du sol leurs matériaux nutritifs et partagent avec les plantes sur les racines desquelles ils croissent, une partie des aliments. En d'autres

---

1. *Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd. III, 1883.
2. Sarrauw, *Revue mycolog.*, 1903, n° 100, p. 168.
3. Frank, *Lehrbuch der Botan.*, p. 263.
4. Mangin, note préliminaire d'une traduction de Frank, *in Revue mycolog.* oct. 1895, n° 68, p. 149.

termes, la présence des mycorhizes permet au hêtre d'employer pour sa nutrition certains matériaux de l'humus, qu'il serait incapable d'utiliser en l'absence de ces champignons (1) (1892) ». Cette théorie, plus modérée, était aussi plus vraisemblable et plus sérieusement établie. Quoiqu'il en soit, la théorie « mycotrophique » de Frank s'imposa jusque dans les dernières années du XIXe siècle. En 1891, un livre classique de M. van Tieghem (2) enseignait sans commentaire et sans discussion que « tous les arbres de nos forêts qui appartiennent à la famille des Cupulifères... abritent et nourrissent dans la couche périphérique de leurs jeunes racines un champignon qui, en retour, absorbe pour eux l'eau et les matières solides du sol environnant. »

Frank, comme Tulasne, Hartig, Müller, Kamiensky, etc., avait donc surtout porté ses études — au moins pour les premières années après 1883 — sur les arbres (Conifères et Cupulifères) et leurs champignons en relations avec l'extérieur, pour lesquels il avait créé le mot de « mycorhizes ectotrophes » ; ce mot résumait sa théorie : le mycelium en relation avec le dehors apportait à la plante sinon toute la nourriture commune, du moins l'eau, les sels, des hydrocarbones sans doute, et probablement aussi l'azote du sol. Ce qui contribua grandement à faire adopter cette théorie, ce fut l'étude des hyphes endophytiques cette fois, et chez d'autres plantes que les arbres ou les semi-parasites ; Mollberg (3) en 1884 les recherche chez les Orchidées, et en 1886 un très important travail de Wahrlich (4) sur la même famille montre la présence très générale et même, d'après lui, très constante, de mycorhizes « endotrophes » chez ces végétaux. Depuis ce mémoire demeuré

---

1. Frank, traduct. L. Mangin ; *ibid.*, p. 150 (original *in Berichte der deutsch. botan. Gesellsch*, 1892, Bd. XXX, Heft 9).
2. *Eléments de Botanique*, 2e édit., 1891, 1, p. 56.
3. *Jenaer Zeitschr.*, Bd. XVII, 1884.
4. *Botan. Zeitung*, Bd. XLIV, 1886.

classique et fondamental, les Orchidées sont restées le type par excellence des plantes mycotrophes, et les travaux plus récents de Stahl (1900), de Noël Bernard (1902), etc., n'ont guère fait que confirmer cette conclusion, sous quelques réserves dont nous parlerons. Frank et ses élèves d'ailleurs retrouvent des formations mycorhiziennes chez d'autres familles, surtout les Burmanniacées (Groom), les Éricacées, les Épacridées, les Empêtrées, etc. Schlicht (1), en 1888, en fait la recherche chez de nombreuses plantes herbacées; des recherches encore plus récentes, comme celles de Stahl (2), devaient les signaler aussi chez d'autres familles, comme les Gentianacées, Polygalées, Rosacées, etc. Enfin les mycorhizes étaient signalées comme constantes chez beaucoup de familles de cryptogames : outre les observateurs dont nous avons parlé plus haut (Rüssow, Drude, etc.), d'importantes découvertes sur ce point étaient faites par Bruchmann (3), par Lang (4) et par Treub (5 sur les Lycopodiacées et leur prothalle, qui se montre toujours infesté ; par Kühn (6) sur les Marattiacées, par Grevillius (7) sur les Ophioglossées, par Janse (8) et par Gœbel (9) chez les Marchantiacées, par B. Nemec (10) sur les Hépatiques foliacées, par Janse (11) enfin chez beaucoup de plantes exotiques tropicales. Sarrauw (12) d'autre part étudie les arbres à mycor-

---

1. *Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.*, 1888, und *Inaugur. Dissertat.*, 1889.
2. *Jahrb. für wissentsch. Botan.*, Bd. XXXIV, 1900.
3. *Botan. Centralblatt*, Bd. XXI, 1885.— *Über die Prothallien*, u. s. w. Gotha, 1898.
4. *Ann. of Botany*, XIII, 1899.
5. *Ann. du jardin botan. de Buitenzorg*, t. IV à VIII, 1884–1890.
6. *Flora*, 1889.
7. *Ibid.* Bd. LXXV, 1895, pp. 445-453.
8. Voir à la Bibliographie.
9. *Botan. Zeitung*, 1887. — Und in *Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, IX, 1891.
10. *Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd. XVII, 1899.
11. *Ann. du jard. botan. de Buitenzorg*, XIV, 1896, pp. 53-215. —
12. *Rev. mycolog.*, 1903, n° 100.

rhizes ectotrophes dans une première série de travaux (1889, 1893) ; les endophytes d'ailleurs sont également recherchés dans les arbres par Müller, Johow, Janse, Groom. Quant à la comparaison des hyphes ectotrophes et endotrophes et à leurs relations possibles, les observations et les théories restent là-dessus fort obscures et contradictoires pendant longtemps, comme nous le verrons dans l'étude détaillée de cette importante question : on observe généralement une distinction absolue entre ces deux types que l'on proclame indépendants l'un de l'autre, jusqu'en ces dernières années où les travaux de Gallaud et de Von Tubeuf ont un peu modifié cette manière de voir, sans trancher encore la question. L'étude cytologique des mycorhizes fait des progrès à la suite de ceux de la technique microscopique : les pelotons jaunâtres vus dès les premiers temps et pris jadis pour des masses mucilagineuses, sont étudiés par Wahrlich ; Mollberg et lui observent sur l'endophyte des productions vésiculeuses en forme de sporanges. Enfin plusieurs auteurs, notamment Frank et Wahrlich, reprenant une expérience bien plus ancienne de Reissek, entreprennent l'isolement et la culture des champignons mycorhiziens ; mais, à cette époque à peine habituée aux méthodes pastoriennes, on obtient les résultats les plus divergents et souvent les plus fantaisistes, et ce n'est, à vrai dire, que tout récemment (1905-1909) que l'on a le droit de tenir un compte positif des résultats obtenus dans leurs dernières expériences par Noël Bernard et par Hans Burgeff. Cette époque, débutant avec le premier mémoire de Frank sur la question, et où se distingue l'école allemande, est ce que Gallaud appelle « la seconde période ».

La troisième période, comprenant ces dix ou douze dernières années environ, est sinon une réaction contre la théorie mycotrophique, du moins une évolution très marquée de celle ci, qui se trouve recevoir à la fois une extension très intéressante au point de vue biologique sur certains points auxquels l'école de Frank n'avait pas

songé, et d'autre part une restriction sévère, prudente et aussi méthodique que possible, sur la question générale Symbiose-Parasitisme. « D'un côté, certains auteurs ont orienté leurs travaux uniquement vers les mycorhizes ectotrophes. Sans abandonner entièrement les théories de Frank, ils ont une tendance à ne pas leur accorder une aussi grande importance... Mais dans ces dernières années, c'est surtout à propos des mycorhizes endotrophes qu'on s'est livré aux travaux les plus étendus et qu'on a cherché à résoudre le problème de la symbiose des plantes et des champignons de leurs racines (1). »

Une des causes de ce changement d'orientation fut sans doute la critique faite par Sarrauw (2) (1893, 1903), par von Tubeuf (2) (1896, 1903) et par Müller (2) (1902-1903) des observations de Frank sur l'absence des poils absorbants chez les arbres à mycorhyzes — absence admise encore en 1899 par Udalrich Kramar (2) — : et c'était là, au moins au début, la base du système de Frank. Celui-ci d'ailleurs, nous l'avons vu, avait sensiblement diminué l'étendue primitive de sa théorie, et il devait lui-même donner le signal de la nouvelle manière de voir (1891) en admettant — conséquence de ses idées sur l'isolement des pelotons endophytiques par rapport au dehors — que ces pelotons mycéliens servent d'aliments azotés à la plante-hôtesse, qui les digère, alors que le réseau ectotrophique en relation avec le sol, garde toujours ses hyphes intercellulaires et inattaquées. C'était là une théorie neuve, et plus souple que l'ancienne, qui faisait des hyphes de simples poils absorbants, comme l'admettaient Schlicht et Groom. Frank d'ailleurs, dans ce travail de 1891 (3), ne l'abandonnait pas ; elle était le résultat d'une interprétation inexacte, et Galaud, puis Bernard, devaient plus tard la réfuter, ainsi que

1. Gallaud, thèse, 1904, p. 13.
2. Voir ces auteurs à la Bibliographie.
3. *Uber die Verdauung von Pilzen...* u. s. w. *Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.* Bd IX, 1891.

von Tubeuf, qui admet bien la propriété « fongivore » de la plante-hôtesse se fournissant ainsi de produits azotés, mais la considère par ailleurs comme autotrophe. La théorie hétérotrophique de Frank parut pourtant recevoir une confirmation éclatante dans une découverte fort importante de Magnus ; celui ci étudiant en 1900 le *Neottia* (1), met en évidence l'existence de deux catégories de cellules infestées : les unes (*Pilzwirtzellen*) (2) sont les cellules-hôtesses abritant et peut-être nourrissant l'endophyte ; les autres (*Verdauungszellen*) sont les cellules destructives, qui digèrent et consomment cet endophyte, peut-être pour le plus grand bénéfice de l'orchidée. Il y avait bien longtemps que les observateurs avaient vu ces cellules à corps de dégénérescence bruns, auxquels ils avaient donné divers noms : Irmisch, Fabre, les considéraient comme des mucilages, de la bassorine, ou tout simplement des « pelotons floconneux ». Wahrlich, en 1886, avait bien reconnu que ces masses pâteuses jaunâtres (3) ou *Klumpen*, étaient des corps de dégénérescence ; c'est Kulm (d'après Grevillius) qui avait reconnu que c'était un feutrage d'hyphes hypertrophiés ; en revanche, Mollberg l'avait nié. Pour en revenir à Magnus, bien que cet auteur n'ait encore pu systématiser la répartition des cellules, ni reconnaître si la cellule hôtesse devient par la suite cellule-digérante, son travail qui embrassait l'étude de l'influence réciproque du champignon et de la cellule, jetait une grande lumière sur le problème mycorhizien : cette fois, plante hôtesse et mycélium-endophyte étaient deux êtres non seulement distincts, mais opposés et ennemis, et l'organe symbiotique formé comme un lichen par leur réunion, la « mycorhize » qu'avait imaginée Frank, était une notion

1. *Studien an der endotroph. Mykorrh. von Neottia... (Jahrb. für wissentsch. Botan.*, Bd XXXV, 1900).

2. Écrit primitivement *Pilzwirthzellen* avant la réforme de l'orthographe allemande.

3. *TeigæhnlichenMassen*, Milde, 1869.

qui devait disparaître devant le terme de « cellule infestée ». Quant à cette digestion des hyphes endophytiques par la plante, était-elle bien un mode de nutrition comme le voulait Frank, ou bien une simple réaction phagocytaire de la part de la plante-hôtesse ? Une étude de Griffon (1) sur la nutrition des plantes saprophytes ou sans chlorophylle (1899) restreignait considérablement les idées admises sur la fonction mycotrophique par les auteurs précédents, qui avaient compliqué le problème en l'étudiant d'abord chez des plantes anormales, décolorées, demi-parasites ou saprophytes imparfaites (*Neottia*, *Monotropa*). Plus tard, en 1904, Laurent (2) devait étendre encore cette notion d'autotrophie des plantes sans chlorophylle.

Il fallait donc désormais rechercher patiemment et avec un contrôle sévère les cas d'infestation mycorhizienne constante, et en tirer une théorie bien assise sur la nutrition des deux éléments végétaux en jeu. A peu d'intervalle, deux travaux importants donnent sur cette question deux solutions sinon contradictoires, du moins fort divergentes : l'un, de Stahl (3) (1900), s'apparente plus à l'école allemande, qui donne au mycélium un rôle absorbant et transformateur, et il fait du champignon un « équilibreur » entre la plante et le milieu ; l'autre, constitué par une série de mémoires (1902-1911) dont l'évolution est curieuse, de Noël Bernard (4), ne s'occupe guère que de la plante en elle-même.

Stahl, dont le travail a le précieux avantage d'embrasser, comme ceux de Wahrlich et d'Irmisch, une quantité considérable de plantes, estime à la suite de l'établissement de cet énorme dossier statistique, que la présence des endophytes dans le monde végétal est liée : 1° à la circu-

---

1. *Ann. des sc. natur., Bot.*, X, 1899, pp. 71-75.
2. *Rev. gén. de botan*, T. XVI, 1904.
3. *Jahrb. für wissensch. botan.* Bd XXXIV, 1900, pp. 539-668.
4. Voir cet auteur à la Bibliographie.

lation aqueuse intraphytique déterminée par la transpiration de la plante-hôtesse ; 2° à la production et à l'accumulation dans les feuilles surtout, de sucres et non d'amidon : une plante qui réunira ces deux propriétés — d'ailleurs toujours connexes d'après Stahl — pourra se passer de mycorhizes : elle sera « autotrophe ». En revanche, un végétal à transpiration limitée n'amenant qu'une faible succion de l'eau du sol et une circulation peu marquée, à rares poils absorbants et vaisseaux réduits, aura de l'amidon comme réserve dans ses feuilles, et il sera « mycotrophe ». Stahl développe longuement cette théorie, en plus de 120 pages, s'appuyant sur un nombre considérable d'exemples et dépensant des trésors d'ingéniosité pour résoudre les cas présentant des exceptions. Il admet d'ailleurs que les plantes mycotrophes elles-mêmes peuvent l'être facultativement ou bien de façon obligatoire.

Noël Bernard dans sa thèse (1) envisage la question à un tout autre point de vue : après une longue et patiente étude du développement des plantes vivaces à réserves souterraines, notament *Neottia* et *Ficaria*, il conclut à une relation étroite entre l'infestation mycorhizienne et la tubérisation : celle-ci est précoce et permanente chez le *Neottia*, dont l'infestation est également constante depuis le début de la germination ; la tubérisation se produit par périodes chez les Ophrydées, et ces périodes coïncident aussi avec l'infestation mycélienne des rejetons bourgeonnés et tubérisés de l'Orchidée : une période infestation-tubérisation a marqué le début du développement de celle-ci. Au contraire l'infestation et la tubérisation concomitante sont tardives chez la Pomme de terre, mais se produisent ensuite de façon périodique. De ce parallélisme, et de l'étude des plantes venues de graines en sol stérile et non tubérisées, l'auteur conclut à une influence du champignon sur la formation des réserves. C'est là un plus ample déve-

1. *Revue génér. de Botan.* T XIV, 1902

loppement donné aux observations plus anciennes des auteurs qui rapportaient à l'infestation mycélienne les nodosités et les déformations des racines envahies ; Vöchting a montré que la tubérisation n'est qu'une question de température et de concentration de la sève — ce que dès 1902 Bernard (1) lui-même reconnaît sans abandonner encore l'idée d'une action d'origine parasitaire — et Molliard (2) surtout, par ses cultures pures de radis en milieu glucosé suffisamment concentré, a montré que ces plantes (provenant, il est vrai, de races sélectionnées et cultivées depuis longtemps) forment des tubercules de réserve sans le concours d'aucun micro-organisme, et par simple accumulation des sucres produits par photosynthèse. Bernard, à la suite de Wahrlich, recherche aussi les spores et la nature de l'endophyte, et conclut que c'est un *Fusarium* — opinion dont il ne devait pas tarder à reconnaître la fausseté.— Mais le point le plus intéressant du mémoire de Bernard, c'est qu'il pose en principe que les graines d'Orchidées ne peuvent germer qu'en association avec les hyphes d'un endophyte, et que la plantule est toujours infestée dès sa plus extrême jeunesse : idée qu'avaient déjà émise plus ou moins vaguement et sans la systématiser, divers auteurs, et qui suffit à expliquer les observations faites cent ans auparavant par Salisbury, (3) sur la germination des Orchidées. Il est curieux que Bernard n'ait signalé qu' « incidemment » (4) dans sa thèse cette conclusion de toute première importante ; mais bientôt il sera amené à n'orienter plus la question que sur ce point-là, et il en tirera les conclusions les plus intéressantes dans ses travaux de 1905 et de 1909.

Vers cette époque (à partir de 1900 environ), la question

---

1. *C. R. Ac. Sc.* 1902, p. 706
2. *C. R. Soc. Biolog.* 25 oct, 1902, 2 pp.
3. *Transact. Linn. Societ.* VII, 1804
4. Thèse N. Bernard, p. 96.

des mycorhizes « bat son plein » si l'on peut dire, et c'est par centaines que paraissent sur elle des mémoires en toutes langues, Parmi ceux-ci, (1) citons ceux de Marcuse sur les rapports des hyphes avec les tissus et le sol, ceux de Mac-Dougal, ceux de Shibata et de Petri sur la digestion des endophytes par la plante : travaux qui complètent ceux de Frank et de Magnus sur ce point. La thèse de Gallaud (2) en 1904 apporte de précieuses contributions à nos connaissances sur l'anatomie et la biologie des mycorhizes : l'auteur distingue, chez un assez grand nombre de plantes, plusieurs modes d'infestation, suivant, par exemple, que le mycelium est intra ou inter cellulaire, et il répartit ainsi les endophytes en quatre catégories. Il formule, le premier, que « les champignons endotrophes appartiennent à un même groupe dont les subdivisions correspondent aux différentes séries de mycorhizes. » Thèse, p. 67). Il étudie surtout, avec une technique remarquable, les productions spéciales en arbuscules à dichotomisations prodigieusement fines ou en renflements utriculaires, que Mollberg, Schlicht, Janse, Petri et divers autres observateurs avaient signalées et dans lesquelles ils avaient presque toujours voulu voir des appareils reproducteurs, « sporangioles », « prosporoïdes ». Gallaud voit dans les arbuscules ramifiés, des suçoirs en buissons, destinés à nourrir l'hyphe aux dépens du contenu cellulaire ; quant aux vésicules dites « sporangioles », ce sont ces mêmes arbuscules-suçoirs attaqués par la cellule réagissante, transformés et à demi digérés, tout comme les masses pâteuses jaunâtres *(Klumpen)* qui avaient tant intrigué les premiers observateurs, sont les pelotons mycéliens désorganisés et en voie de résorption. On voit donc que Gallaud considère nettement l'endophyte non comme un symbiote, mais comme un hôte intéressé de la plante qui le nourrit bien malgré elle et finit par en

---

1. Voir à la *Bibliographie* les noms cités
2. *Rev. génér. de Bot.* XVII, 1904.

avoir raison en le digérant « Il ne saurait y avoir de symbiose harmonique entre la plante et le champignon. Ce dernier est simplement un saprophyte d'ordre spécial, saprophyte interne dans les racines, où le pouvoir digestif des cellules, sans entraver son développement, empêche qu'il ne leur cause des dommages importants. » (1) La digestion des pelotons d'hyphes par la plante n'est plus un mode de nutrition, car « la plante ne fait que rentrer dans une faible partie des éléments qui lui ont enlevés par le champignon ; » (2) c'est une réaction phagocytaire, presque un acte de justice ; nous sommes loin de la théorie mycotrophie de Frank, contre laquelle ce mémoire est une réaction qui en fait un ouvrage type de la « troisième période ». Il est à remarquer qu'en qualifiant les endophytes de simples saprophytes, l'auteur ne vise que trois de ces quatre séries de mycorhizes et qu'il laisse de côté celle des Orchidées, dont Bernard venait de montrer les caractères spéciaux. Gallaud étudie aussi avec détails l'infestation de la plante, attaquée par les mycelia vivant dans le sol ; il résume et met au point avec beaucoup de clarté les travaux précédents et les connaissances acquises jusque-là ; il discute et critique de très près les résultats jusqu'alors obtenus dans l'isolement du champignon, montre que ces *Fusarium* sont des moisissures banales introduites au cours de l'expérience, et que tout est à refaire à cet égard.

Il faut encore citer, parmi les innombrables travaux de cette époque, ceux (3) de Shibata, qui étudie avec beaucoup de soin la cytologie de l'endophyte, ceux de von Tubeuf sur des points divers qu'il élucide souvent de façon précieuse ; ceux de Treub et de ses élèves, qui étudient surtout les cryptogames vasculaires, comme Peklo, Garjeanne, Golenkin et Beauverie les Muscinées et les Hépatiques.

---

1. Gallaud, *Thèse* p. 131
2. Id. *ibid.* p. 134
3. Voir à la *Bibliographie* les auteurs cités.

Noël Bernard, dans un certain nombre de notes et de communications, rend compte des progrès qu'il fait dans ses recherches, tournées désormais exclusivement vers la germination des graines d'Orchidées en milieux stérilisés ou ensemencés d'hyphes, et vers l'isolement et la culture de ces champignons, dont il arrive peu à peu, à travers quelques erreurs expérimentales inévitables, à dégager un certain nombre qui lui paraissent parfaitement définis non seulement par leur présence constante dans l'Orchidée correspondante et par leurs caractères diagnostiques, mais encore par leur rôle : des graines semées aseptiquement mettent trois ou quatre mois pour arriver à une plantule de 5 millimètres et souvent n'atteignent même pas ce stade ; tandis qu'en présence de l'endophyte extrait de *Cattleya* elles atteignent 4 millimètres en trente-sept jours (1). Deux autres champignons spécifiques obtenus un peu plus tard, donnent avec les graines de leurs hôtesses respectives, des résultats tout à fait analogues et non moins positifs ; si l'on essaie la germination d'une graine en présence d'un mycélium d'une autre espèce d'Orchidée, ce mycelium se comporte en simple parasite envers la plantule, qu'il envahit exagérément et étouffe, ou bien par laquelle il peut être au contraire complètement phagocyté sans jouer de rôle ; de sorte que la vie mycorhizienne normale est un état quasi-exceptionnel d'équilibre, réalisé seulement entre un champignon et une orchidée donnés, et qui verse facilement dans la maladie infectieuse (2).

Enfin, tout récemment (1909) paraissent presque en même temps deux travaux très importants, relatifs tous deux aux endophytes d'Orchidées : l'un de Hans Burgeff (3)

---

1. C. R. Ac. Sc., 21 sept. 1903, p. 483-485.
2. C. R. Ac. Sc., 8 mai 1905, pp. 1272-1273.
3. *Die Wurzelpilze der Orchideen*, 220 p., 3 pl. et 38 fig. Gust. Fischer, Iena, 1909.

l'autre de Noël Bernard (1) ; à cause de leur importance, je les analyserai en détail.

Le premier, après quelques considérations générales sur le parasitisme et la symbiose, étudie d'abord le champignon isolé, aux points de vue systématique, morphologique et biologique ; ensuite dans ses rapports d'association avec l'orchidée hôtesse. L'isolement et l'ensemencement du mycélium lui a donné des cultures formant des spores, et les caractères de celles-ci et du mycélium, qu'il décrit, lui permettent de considérer tous ces endophytes comme formant un groupe naturel bien net et auquel il donne le nom d'Orchéomycètes. Il distingue 29 *Orcheomyces* différents, dont 15 sont décrits comme autant d'espèces, et nommés chacun d'après l'orchidée-hôtesse d'où on l'a retiré ; il les classe en cinq groupes ou types. Il étudie les propriétés physiologiques de ces orchéomycètes au point de vue des échanges de matière et au point de vue de l'influence des facteurs physico chimiques (acidité et concentration du milieu) qui règlent la sporulation, et il conclut que ces orchéomycètes peuvent absorber les hydrates de carbone sous forme de sucres simples ou élevés, ces derniers étant transformés dans tous les cas par une diastase (l'invertase pour les uns, dans quelques autres la maltase, jamais les deux ensemble) ; la saccharose est en partie intervertie, en partie absorbée directement ; les glucosides sont dédoublés (on a trouvé l'esculine) en sucres correspondants : parmi les enzymes dédoublants, Burgeff signale la tyrosinase dans *Orcheomyces O. maculatæ*, la cytase dans les autres cas, notamment *O. tenthredinifera*. L'assimilation de l'azote libre paraît ne pas pouvoir se faire, les endophytes ne pouvant se développer sur un milieu privé d'azote ; les sources d'azote sont organiques, la peptone et le salep sont les meilleurs ; il y a des

1. *Ann. des Sc. natur.* (*Botan.*), 9e série, t. IX, fasc. 1-3, 1909, 196 p., 4 pl., 28 fig.

enzymes protéolytiques. Les sels minéraux les mieux assimilés sont les combinaisons ammoniacales et les nitrates : AzO^3K est inutilisable pour les endophytes d'orchidées calcicoles. $(AzO^3)^2Ca$ ne nourrit que faiblement. La production d'acides organiques, qui incommode les orchéomycètes calcicoles, est très faible ; les hyphes n'attaquent pas sensiblement les roches ; les endophytes sont très aérobies, et meurent privés de l'oxygène de l'air. La formation des spores dépend de la concentration du substratum ; dans les cultures pures, il peut se former des sclérotes.

Dans la seconde partie de son travail, Burgeff étudie les rapports de l'endophyte et de l'orchidée ; d'abord la germination des graines d'orchidées, dont des semis aseptiques sur divers milieux n'avaient donné à N. Bernard que de toutes petites plantules qui après avoir mis des mois à atteindre quelques millimètres, ne pouvaient dépasser le stade de verdissement et de différenciation très élémentaire, aussi bien pour les espèces indigènes que pour les exotiques. Après avoir rappelé que Bernard put obtenir à coup sûr la germination lente mais normale et complète des graines d'un certain nombre d'orchidées en les semant dans des tubes ensemencés de mycelium approprié, Burgeff expose ses propres expériences, faites en pleine lumière mais sans étuve à température constante : dans des tubes bouchés à la ouate, sur agar agar ou salep, ou ouate imprégnée de ces deux substances, après stérilisation, des graines d'une même orchidée sont mises en présence des divers orchéomycètes isolés, un tube sans mycélium étant, lui aussi, pour la comparaison, ensemencé de graines, qui périclitent immanquablement.

Dans les autres tubes, les plantules prospèrent plus ou moins bien, suivant le champignon qui leur est adjoint, et leur germination débute toujours par la forme « bulbille en toupie » puis à axe végétatif, reconnue par Irmisch chez les

jeunes plantules souterraines spontanées. La germination est toujours fort longue, exigeant des mois et souvent plus d'un an ; les phases, ainsi que celles de l'infestation mycélienne, varient suivant le type considéré (Burgeff les répartit en plusieurs périodes), mais sont analogues à celles qu'avait reconnues Noël Bernard. l'infestation débutant toujours par la région du suspenseur de l'embryon. Pour se rapprocher des conditions naturelles, Burgeff fait aussi des cultures à l'obscurité ; il les fait aussi dans une atmosphère privée de gaz carbonique. comme Lefèvre l'avait fait jadis, et constate comme lui que les composés carbonés du sol peuvent suffire à alimenter la plante de carbone. A vrai dire, les expériences physiologiques de Burgeff sont rarement méthodiques et concluantes. car il fait varier trop souvent deux facteurs à la fois. Il entreprend aussi, à la suite d'une constatation faite par hasard sur des tubes abandonnés, de remplacer ces orchéomycètes par des champignons connus pour de purs saprophytes, comme le *Penicillium*, ou par des bactéries : en employant des plantules ayant déjà plusieurs mois, il obtient sur de l'agar amidonné à l'acide lactique dilué, des plantules de bonne venue ; ce n'est pas parce que les plantules employées étaient assez grandes pour vivre seules et en repoussant les micro-organismes. car une culture pure d embryons de même stade les montre peu développées et en train de péricliter ; en partant de la graine, des ensemencements purs donnaient des plantules qui, au bout de quatre mois n'avaient pas atteint un 1/2 millimètre. Mais ces expériences sont fort peu concluantes. D'après elles, il détermine à quelles Orchidées conviennent ses divers orchéomycètes. Il ne constate pas dans ses cultures la dégénérescence de ces endophytes à l'état libre, signalée l'année précédente à Gand par N. Bernard : les orchéomycètes de Burgeff, au bout de vingt-quatre et vingt six mois de vie saprophytique pure, ont gardé le pouvoir de faire croître les embryons d'Orchidées. Enfin il

fait de nombreuses constatations sur l'état de la plante suivant le stnade de l'infestation.

Burgeff étudie ensuite — comme Wahrlich, Janse, Gallaud, Grevillius, Chodat et Lendner, etc. — les endophytes dans leur séjour ordinaire (racines adultes), et figure les principaux types d'infestation qu'il ramène à deux principaux : la forme *neottioïde*, où le mycélium présente des hyphes à boucles, et la forme *coralloïde*, où l'infestation se fait par le rhizome, déformant beaucoup les racines. Dans le type neottioïde même il distingue trois modes d'infestation : par le rhizome (*Neottia*,, par les poils absorbants (*Listera*, *Cypripedium*), ou par de vraies cellules-hôtesses (ophrydées). Puis l'auteur examine l'histoire de l'endophyte dans l'orchidée mycélisée, et la vie de celle ci, distinguant celles qui sont épiphytes, celles qui sont sans chlorophylle (saprophytes vraies et presque toutes les plantules d'Orchidées au début de la germination), notamment toutes les indigènes, dont il s'occupe d'abord. Outre une étude très soignée des rapports de la plante et de l'endophyte, il met en évidence les relations de celui-ci avec l'extérieur, les « hyphes d'émigration » sortant par les poils et produisant des spores. Passant à l'étude de la plante, il observe les caractères des semences, tout à fait incapables de germer seules (*loc. cit.* p. 147), sans endosperme, à embryon très réduit, acotylé ; il rappelle que les premières germinations n'ont été obtenues qu'en 1904 par Salisbury, les premières plantules observées par Beer et par Irmisch, celles de *Neottia* par Bernard. Burgeff porte donc son attention sur la graine, ses propriétés et sa biologie (pp. 148 et s.) ; il étudie après Beer, Kamerling, Koch et surtout Lüstner (1898) les propriétés *physiques* de cette poussière séminale, qui rappelle celle de lycopode ; il a expérimenté combien de jours peuvent surnager sur l'eau des graines d'Orchidées, soit telles quelles, soit préalablement mouillées à l'alcool, ce qui réduit généralement au tiers ou au quart la durée des jours de flottaison (laquelle est beaucoup plus courte pour les Orchidées épiphytes). Il en

fait autant avec les graines ayant un test analogue (Pyrolacées, Gentianacées, Orobanchées, spores de Lycopodes) ; le test à nervures réticulées de ces graines est un « appareil natatoire » (Koch) aérifère à peu près imperméable, et Burgeff, comme Lüstner, le vérifie et l'établit fort longuement, mesurant les degrés d'imperméabilité par l'eau, et d'entraînement dans la terre par celle-ci. Or Malguth a rangé les graines d'Orchidées en trois types (suivant le test et la longueur) qui sont à peu près comparables à trois groupes analogues de spores de lycopode, et plus ces graines sont facilement perméables, plus le mécanisme de déhiscence de la capsule facilite leur dessiccation et leur dispersion par l'air ou l'eau ; il est bien certain qu'il y aurait beaucoup à dire sur cette affirmation de Malguth, basée sur une statistique très approximative. Burgeff étend cette donnée à beaucoup de graines et de spores, établissant une relation entre l'imprégnabilité de la graine, son desséchement plus ou moins facilité hors de la capsule et son entraînement par l'eau dans le sol. Il me paraît exagérer en insistant et en se répétant pendant vingt pages sur cette question, qui se résume dans la discussion d'un entraînement plus ou moins facile de la semence au voisinage d'un endophyte sur l'attraction chimiotactique duquel il a fait quelques essais. Mais si nous voulons pénétrer au cœur de la question et examiner d'aussi près que possible les rapports exacts de la graine et du champignon, c'est au mémoire de N. Bernard qu'il faut nous adresser ; les conclusions de Burgeff, d'ailleurs, ne s'écartent pas beaucoup de celles qu'avait formulées l'auteur français.

Le titre même du volumineux travail de Bernard, « L'évolution dans la symbiose », indique que cet auteur a envisagé la question à un point de vue fort spécial, d'ailleurs intéressant, original et assez audacieux : il considère la différenciation phylétique des orchidées et leur infestation comme parallèles ; en d'autres termes, les orchidées les plus primitives sont les moins régulièrement

mycorhizées (*le Bletilla hyacinthilla*, l'une des plus archaïques, peut même être entièrement indemne), et l'infestation est d'autant plus régulière et plus marquée que la plante est plus évoluée, plus différenciée et plus éloignée du type primitif : la symbiose mycorhizienne s'établit bien dès lors régulièrement chez la plantule, mais n'est qu'irrégulière ou intermittente chez l'adulte, et ne persiste de façon constante et régulière que chez les types (*Neottia*) que Bernard considère comme les plus évolués et les plus différenciés. Il en conclut que la mycorhization n'est pas un état normal et indispensable pour une orchidée, puisque ce sont précisément les plus primitives qui peuvent s'en passer, mais que c'est une invasion secondaire, une infestation à peu près parasitaire « manifestement à la frontière de la maladie » (p. 5), contre laquelle la plante se défend par la réaction de ses Verdaungszellen tout à fait comme les phagocytes des vertébrés réagissent par digestion contre les parasites des tissus. Mais comme Bernard lui-même a montré, mieux que personne, que le concours d'un champignon déterminé est indispensable pour permettre la germination d'une graine d'Orchidée (sauf *Bletilla* et une ou deux autres), il explique la nécessité de cette « maladie bénigne », « bienfaisante », par le fait que les Orchidées ont dû perdre ou ne jamais posséder le pouvoir germinatif autonome. Il conclut que les ancêtres des Orchidées devaient être des plantes à germination autonome et sans protocorme, celui-ci serait une modification acquise à la suite de l'infestation mycélienne devenue nécessaire par la perte du pouvoir germinatif des graines (ce qui, par parenthèse, me paraît constituer un singulier progrès !) Les phanérogames supérieurs aux Orchidées devraient aussi, en ce cas, s'être « perfectionnés » en atrophiant leurs graines et en s'infestant de mycorhizes ? Bernard voit dans les Muscinées un groupe assez proche ancêtre des plantes monopodiales à protocorme : hypothèse que contredit ce fait, qu'une

Mousse feuillée est issue de spore, et une Orchidée d'un œuf (graine). Une hypothèse un peu plus vraisemblable est dans l'attribution à l'action continue de la symbiose, des modifications dans l'appareil végétatif (formation et dorsiventralité du protocorme, rhizôme monopodial). Une autre idée qu'émet Noël Bernard, c'est que les champignons endophytes d'une même espèce ne sont pas tous actifs et propres à donner des mycorhizes: il a dû s'en différencier deux séries, l'une active et propre à la symbiose, l'autre autonome.

Nous ne suivrons pas l'auteur sur ce terrain évolutif, semé d'hypothèses que chacun baptise « lois » comme il lui plaît, et où tout naturaliste peut imaginer des points de vue personnels sans que nul puisse démontrer ni réfuter ces considérations toutes théoriques: ces reconstitutions peuvent être intéressantes, d'aucuns diront « philosophiques » ; elles seront pour moi toujours hypothétiques et à peu près purement intuitives. Mais si nous nous en tenons aux points concrets exposés dans le beau travail de N. Bernard, nous récoltons une riche moisson de faits nouveaux.

D'abord, une notion capitale réside dans le fait que des Orchidées même supérieures peuvent provenir de graine semée aseptiquement — sans le concours d'aucun champignon par conséquent, mais le milieu nutritif étant une solution de concentration donnée (salep sucré assez fortement concentré) : ce qui tendrait à faire considérer le champignon par comme un modificateur osmotique, appareil purement physique par conséquent, et dont le rôle de concentrateur de sève (cf. le mémoire de Bernard, p. 175) peut être supprimé si l'on réalise des conditions extérieures déterminées. Ce point relierait la théorie de Bernard à celle de Stahl.

Bernard expose son procédé — très hardi et fort délicat, mais ingénieux et sûr ; nous en parlerons dans la dernière partie — d'isolement de l'endophyte, et après culture pure

de celui-ci, il confirme que c'est décidément un *Rhizoctonia*, du moins pour les Orchidées; il en distingue trois espèces (nous reviendrons avec plus de détails sur ces points dans le dernier chapitre), qui conviennent chacune à des Orchidées déterminées ; des essais de semis de graines avec un *Rhizoctonia* d'une autre série d'Orchidées, ont toujours donné à Bernard un début de germination, mais l'association était manifestement instable et ne pouvait durer, les plantes mouraient au bout de quelques mois, non étouffées par le Rhizoctonia trop actif, mais au contraire parce que la plante en réagissant avait complétement digéré celui-ci, et restait sans endophyte. Dans d'autres cas, c'est le mycelium, trop actif, qui dévorait les embryons. En utilisant l'espèce voulue, Bernard obtient avec la plus grande facilité et presque à coup sûr (les graines d'Orchidées ne sont pas toutes aptes à germer en présence du *Rhizoctonia* : voir p. 89 du mémoire cité) des germinations aussi normales et aussi rapides que celles qui se produisent dans la nature ; il en décrit les phases avec beaucoup de précision. Mais — nouveau fait intéressant, exposé quelques années auparavant par Bernard dans une conférence à Gand — le *Rhizoctonia* retiré d'une orchidée et cultivé sur milieu artificiel, ne fournit un bon adjuvant à la germination de graines que pendant peu de temps après sa mise en tubes culture: au bout de quelques mois, le champignon bien que continuant à prospérer, n'a plus que des propriétés de plus en plus affaiblies à l'égard des graines d'Orchidées, et au bout de un à deux ans il est devenu tout à fait inactif à leur endroit. Cela suffit, remarque N. Bernard, à expliquer qu'il y ait des serres où les Orchidées n'arrivent pas à pousser : les paniers à compost sur lesquels on tente les semis, sont bien infestés, mais par des champignons qui sont depuis trop longtemps habitués à la vie libre, et qui « ne peuvent plus » avec les graines d'Orchidées. Mais, chose curieuse, ces *Rhizoctonia* devenus inactifs quoique bien vivants,

peuvent récupérer au moins en partie leurs anciennes propriétés germinatrices si on les inocule dans des orchichées en voie de développement: après ce stage dans la plante, le champignon est redevenu pour un certain temps, capable de faire germer des graines par symbiose; plus le séjour dans les racines a été long, plus le champignon est redevenu actif. La comparaison avec les variations de virulence des microbes pathogènes est ici tout à fait frappante, et Bernard en consacrant un chapitre de son travail à l'étude de la réaction digérante des Verdauùngszellen, compare constamment celle-ci à la phagocytose, rapprochant le pelotonnement du mycelium de l'agglutination défensive des bactéries dans le sang.

Ajoutons que le mycélium longtemps cultivé en tube, non seulement a perdu la faculté de faire germer les graines, mais encore qu'il est devenu nuisible pour celles-ci: il étouffe et dévore les plantules, il est redevenu un simple parasite. On pourrait presque dire que ce champignon jadis civilisé et investi d'une fonction sociale dans le petit monde des plantes, a perdu dans l'isolement ses qualités, qu'il est redevenu sauvage et que ses instincts féroces et destructeurs de saprophyte-parasite ont reparu et s'exercent maintenant librement. Cette variabilité des propriétés suivant le milieu paraît bien montrer qu'il y a chez l'endophyte autre chose qu'une simple fonction physique: il doit se passer entre lui, le milieu et le tissu envahi, quelque phénomène de catalyse diastasique, ou quelque ionisation peut-être (?). En tout cas il y a certainement une modification qui se détruit ensuite peu à peu, et dont Noël Bernard n'a pu donner d'explication, pas plus que je n'ai pu le faire moi-même, du reste. La belle série de travaux de Bernard, évoluant avec tant de méthode vers une théorie centrale et générale qui se découvrait de plus en plus clairement, nous promettait d'ici peu une conclusion lumineuse et définitive; la mort qui l'arrêta brusquement en pleine activité, presque en pleine jeunesse, nous a privés

des nouvelles découvertes que nous étions en droit d'attendre. Depuis sa mort († 1911), deux mémoires ont encore paru sous son nom (1), grâce aux soins pieux de sa veuve et de MM. Costantin et Magrou.

On voit combien de recherches ont paru depuis un demi-siècle sur la question des mycorhizes, et quels curieux résultats, quelles notions extraordinaires ces travaux nous ont révélés. Et cependant, que de théories renversées, que d'hypothèses abandonnées, de faits mêmes controuvés ! Quelques-uns des résultats obtenus depuis une douzaine d'années me paraissent pouvoir être considérés comme définitivement acquis, mais encore ne sont ils pas tous expliqués. L'énorme travail de deux générations ne nous a guère encore fourni qu'une masse de faits, dont quelques-uns d'ailleurs se contredisent.

La stérilité relative de ces travaux tient, à mon avis, à deux causes, opposées l'une à l'autre : d'abord une excessive précipitation à formuler des théories ; dès les premières observations, on a voulu tout expliquer et promulguer des lois générales : pas d'observateur qui dans le moindre mémoire n'ait eu une conclusion définitive à formuler, souvent conçue d'après une généralisation parfois puérile ; — ensuite une collection — et non une collation — de simples faits que l'on considérait isolément avec une sorte de fétichisme, sans les grouper, sans voir au delà, sans chercher si l'on n'était pas en présence de quelque exception, sans séparer les uns des autres les facteurs qui compliquent une question ; tout ce qu'on voyait, tout ce qu'on croyait voir, était la vérité, la règle et l'absolu ; il y a eu dans ces centaines de travaux beaucoup de très bonnes observations, il n'y a peut-être pas eu trois discussions convenables. De là proviennent de nombreuses contradictions non seulement entre les théories — c'est trop

1. *Ann. des sc. natur.*, 1911 (V. à la Bibliographie).

naturel — mais même entre de simples faits d'observation matérielle. Je citerai seulement quelques exemples :

Gallaud (*loc. cit.*, p. 109) estime que « les endophytes ne peuvent rien ou presque rien puiser au dehors, » alors que Mac-Dougal soutient que le champignon puise sa nourriture dans l'humus, et que Marcuse affirme que la lenteur du développement de l'orchidée permet à celle-ci de se contenter comme nourriture des substances puisées dans le sol par le mycélium. Ni l'un ni l'autre n'avaient évidemment pu le mesurer. Guignard (1) dit, d'après Wahrlich et Stahl, que « toutes les Orchidées sont normalement pourvues de mycorhizes internes » ; Gallaud (Thèse, p. 65) dit des endophytes : « Ils sont toujours présents et en grande quantités dans les racines », et Bernard (Thèse 1902, p. 10) confirme : « Je n'ai jamais trouvé d'exception à l'infection (*sic*) des racines pour les Orchidées que j'ai étudiées. » Or, ce dernier auteur, dans son mémoire de 1909, dit (p. 4) « la symbiose reste intermittente à l'état adulte », et il cite (p. 79) comme irrégulièrement infestées *Listera* et *Epipactis*, de même que Stahl et Mollberg estiment (*Rev. mycol.*, n° 100, 1903, p. 175) que les deux tiers au moins des racines d'Orchidées sont sans mycorhizes. — La plupart des auteurs sont unanimes à dire que « jamais l'endophyte ne franchit l'endoderme » (Gallaud, Thèse, pp. 16 et 61 ; Sarrauw, in *Rev. mycol.*, n° 100, p. 169), alors que N. Bernard en signale dans le péricycle de la Ficaire (Thèse p. 33) et que Delacroix en montre dans le cylindre central du châtaignier, sans renoncer à croire pour cela que ce soit une vraie mycorhize (*Bull. de la Soc. mycol.*, 1897, p. 247). Beaucoup d'auteurs ont voulu limiter les mycorhizes aux racines, alors que dix autres en signalent non seulement dans le rhizome, mais dans les tiges aériennes. Dans la Ficaire, « les racines absorbantes sont normalement infestées » (thèse Bernard, p. 32), et Stahl (*loc. cit.*, p. 553)

1. C. R. Ac. Sc., 23 oct. 1905, p. 638.

affirme que cette plante est toujours exempte d'endophytes, même en terrains mycorhizés. Frank, et Mangin dans la préface de sa traduction de cet auteur, soutiennent (*Rev. mycol.*, 1895, n° 68, p. 149) que les arbres à mycorhizes n'ont pas de poils absorbants; Möller (*Rev. mycol.*, n° 100, p. 169), Stahl (*ibid.*, p. 174), Sarrauw, von Tubeuf, Magnus, Janse et beaucoup d'autres, affirment le contraire. Frank a montré que les mycorhizes atteignent leur maximum dans l'humus (1). Stahl (*loc. cit.*) et Möllert (*Rev. mycol.* n° 99) établissent le contraire. Gallaud dit que « tous les auteurs ont signalé la disparition de l'amidon dans les racines infestées « (Thèse, p 109), alors que Sarrauw soutient, contre Janse notamment, que chez les hépatiques « ni la fécule ni les noyaux cellulaires ne sont jamais attaqués » (*Rev. mycol.*, n° 100, p. 172). Le même auteur (*ibid.*) écrit : « C'est par erreur qu'on a prétendu nouvellement (2) que seulement les Jungermanniacées, et non les Marchantiacées, sont pourvues de mycorhizes », et il cite Gottsche (dès 1843), Schlacht, Golenkin, etc. Stahl (*loc cit.*) écrit que toutes celles qu'il a vues, sauf *Jungerm. bidentata* (et, ajouterai-je, *Lepidozia reptans* selon B. Nemec) en sont pourvues Marcuse (1902) et Burgeff (1909) établissent que des hyphes quittent les racines pour se répandre dans le sol, alors que Gallaud (thèse, p. 99) soutient au contraire que jamais le mycélium ne prend une direction centrifuge. Sur ce même point, ce dernier auteur est encore en contradiction au sujet des hépatiques (p. 60) avec Golenkin et Gargeanne. Jusque vers 1903, Wahrlich, Magnus, N. Bernard (thèse) décrivaient dans les tissus endophytés plusieurs formes même de spores, Marcuse et Burgeff reprennent et soutiennent encore cette affirmation, alors que Gallaud (thèse, p. 112) écrit « les organes reproduc-

1. *Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.* Bd XXX, 1892. Heft 9.
2. *Ibidem*, 1899, p. 311-317.

teurs manquent d'une façon absolument constante dans les mycorhizes ». Frank (1), Drude (2), sont allés jusqu'à se tromper d'arbre en croyant décrire l'un le *Pinus Pinaster*, l'autre les racines de *Monotropa*. Müller et Hartig « considéraient à tort la gaine mycélienne avec son chevelu d'hyphes, comme le tissu de l'écorce avec son chevelu de poils radicaux » (3). Dans les premiers temps surtout, il y a eu de nombreuses erreurs d'observation, à cause des procédés en usage d'examen microscopique ; F. Noack (4) a signalé dans les méats de l'écorce radicale de diverses orchidées, des prolongements mucilagineux de la membrane, en forme de filaments simples ou ramifiés, plus ou moins tortueux, et qu'on pourrait prendre pour des hyphes endophytiques ; on a pris aussi de vrais parasites, notamment des *Pythium*, pour du mycelium mycorhizien. Je pourrais multiplier considérablement les exemples de contradictions matérielles analogues, — et encore je passe sous silence les invraisemblables divergences obtenues par les auteurs qui ont poursuivi l'isolement de l'endophyte, sa culture et sa détermination systématique : si les méthodes pastoriennes d'extraction et d'ensemencement ne s'étaient répandues, les noms de tous les champignons du monde, peut-être, y auraient passé.

Tous ces observateurs se sont-ils donc trompés ? Assurément non : mais ils ont conclu beaucoup trop hâtivement, généralisant tout ce qu'ils voyaient et — chose plus grave — proclamant l'absence de tout ce qu'ils n'avaient pas rencontré. Quand Stahl, par exemple, nie la mycorhization de *Ficaria* alors que Bernard déclare cette plante

---

1. Cf. von Tubeuf, *Forstlich-naturwiss. Zeitschr.*, 1896, p. 77.
2. Cf. Kamiensky, *loc. cit.*
3. Sarrauw, *Rev. mycol.*, n° 100, 1903, p. 166.
4. *Uber Schleimranken u. s. w. Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.* Bd. X, 1892, p. 645-652. Résumé français par A. Prunet, *Rev. gén. de Bot.*, 1897, p. 151.

normalement infestée, il est évident que le savant allemand n'ayant pas vu d'endophyte dans sa préparation, a conclu qu'aucun échantillon n'en possédait, alors que ce pouvait être ou une question d'époque et de développement de la plante, ou l'un des innombrables exemples de mycorhizes facultatives et irrégulières qu'on ne peut dire ni régulièrement constantes, ni faisant toujours défaut : Gallaud (1) l'a plus sagement établi. De la sorte, pour chaque observation il est né une théorie, ou peu s'en faut : on ne s'étonnera pas que Gallaud ait pu en classer les fluctuations en trois périodes. Nous avons à présent, surtout depuis Irmisch, Wahrlich et Stahl, un assez riche monceau de faits purement matériels : il s'agit maintenant d'en tirer parti selon les lois les plus prudentes de la logique.

Il nous faudra donc dépouiller toutes ces observations et constatations, en éliminant les erreurs évidentes et reconnues; puis les sommer et les sérier sous un certain nombre de chapitres, consacrant chacun à une étude de statistique sous un seul rapport et au point de vue d'une seule condition, prenant bien soin de toujours isoler deux facteurs qui se trouvent réunis dans la nature. Ainsi N. Bernard, dans son dernier travail de 1909, considère le *Neottia* comme une orchidée évoluée au plus haut point, et comme elle est constamment infestée, il en conclut que l'infestation est un attribut de la haute différenciation évolutive. Cela est possible, après tout, et il se peut qu'il soit tombé juste; mais le *Neottia* est une plante sans chlorophylle, à mode de vie très particulier : c'est un type tout à fait aberrant au point de vue physiologique, et l'on n'a pas le droit de le traiter comme une autre orchidée simplement plus évoluée, sans tenir compte de son

1. Gallaud (Thèse, pp. 50-51), « les racines de Ficaire sont fréquemment infestées, mais pas d'une façon constante..., il m'est arrivé de rencontrer... dans une même station, des pieds dépourvus d'endophytes à côté d'autres qui en contenaient ».

facteur biologique spécial. C'est d'ailleurs l'erreur dans laquelle sont tombés presque tous les plus anciens auteurs, de Drude et Irmisch jusqu'à Magnus : ils se sont adressés, pour étudier l'infestation et son effet biologique, soit à des arbres et plantes vivaces et de sol humeux, soit à des demi-parasites et saprophytes dont les conditions de vie complexes et le mode de fixation souvent difficile à étudier (*Monotropa*) compliquaient encore le problème.

Nous essaierons donc de dégager, un par un, l'action de chaque facteur végétatif : et ce sera là l'objet de la deuxième partie Une fois chaque influence débrouillée et connue, nous les réunirons toutes, et nous chercherons une loi dépendant de toutes ces influences et gouvernant tous ces cas ; une loi qui soit, si je puis m'exprimer ainsi, « la loi plus petit commun multiple de tous les faits observés ». De la sorte, nous serons sûrs de ne pas nous être laissés entraîner à l'imaginer de toutes pièces par intuition, puisqu'elle sera la résultante des faits observés, et d'autre part nous aurons aussi évité une généralisation trop hâtive et trop étroite nous rendant esclaves de *chaque* fait, puisque *tous* ceux ci auront été groupés, opposés et discutés : la loi sera l'œuvre des faits, et tous ceux-ci se trouveront soumis à elle L'établissement de cette loi et l'étude de son application dans la nature, fera l'objet de la troisième partie. Enfin, un appendice formant la quatrième partie sera consacré à discuter la place systématique des endophytes parmi les champignons, et la classification qu'on peut essayer actuellement d'établir pour eux.

Comme on le voit, ce travail est avant tout une œuvre statistique de critique et de discussion basée sur une accumulation aussi considérable que possible d'observations : ce qui explique le rôle restreint qu'aura à y jouer l'expérimentation, et en revanche l'importance qu'y ont les citations bibliographiques : ce n'est pas que je m'en

sois rapporté aux mémoires de préférence au microscope — j'ai fait plusieurs milliers de coupes dans plusieurs centaines de plantes — mais j'ai voulu confirmer ce que j'avançais, par d'autres témoignages concordants, et asseoir mes statistiques sur autre chose que de simples affirmations personnelles. Mais en tous cas, l'observation, qu'elle soit de moi ou citée d'après un auteur, doit être variée, éprouvée et discutée ; nous le ferons suivant les règles de Descartes :

«... Diviser chacune des difficultés que j'examinerais, en autant de parcelles qu'il se pourrait et qu'il serait requis pour les mieux résoudre.

» . De faire partout des dénombrements si entiers et des revues si générales, que je fusse assuré de ne rien omettre. »

SECONDE PARTIE

LES FACTEURS DE LA RÉPARTITION DES MYCORHIZES CHEZ LES PLANTES

CHAPITRE I

LES RÉGIONS DE LA PLANTE

Le mot de *mycorhize*, comme nous l'avons observé, paraît spécifier que c'est à la *racine* de la plante que sera associé l'endophyte ou l'ectophyte. C'est là, je l'ai dit, une conception *a priori* et trop étroite, que des observations postérieures à la définition de Frank ont modifiée. Outre la racine, la tige (souterraine ou non) peut en effet être envahie. D'autre part, nous rechercherons dans quelles régions de ces membres de la plante, se produit et se limite l'infestation.

« La recherche des endophytes dans les racines est assez pénible et difficile », écrit Gallaud (1), — du moins quand on veut y rechercher beaucoup de détails cytologiques fins ; mais si l'on veut simplement constater la présence ou l'absence du mycelium, la technique devient assez facile, tout au moins simple en tous cas : « l'infection en général se reconnaît avec une extrême facilité chez les

1. Gallaud, Thèse p. 14.

Orchidées » (1). Des coupes minces, longitudinales surtout, seront colorées au bleu coton à saturation dans l'acide lactique, à la fuchsine alcoolique, à l'hématoxyline, à la safranine ou simplement au Brun de Bismarck alcoolique, — presque tous les colorants nucléaires ou plasmiques sont bons ; après lavage à l'eau alcoolisée et aux alcools gradués, la coupe montée n'a besoin que d'un grossissement moyen pour montrer le mycelium endophyte, s'il y en a. Pour le fixage, l'alcool fort suffit presque aussi bien que le Flemming. Je n'ai pas trouvé dans l'emploi de la solution de tannin à 5 0/0 préconisée par Gallaud, les avantages qu'il lui attribue comme fixatif pour la coloration. L'examen par transparence de toute une jeune racine (« coupe optique ») préalablement colorée en masse, peut parfois être employée aussi, mais ne rend que peu de services à cause de son imprécision Or il est certaines formations cellulaires qu'un examen superficiel peut aisément faire confondre avec un mycelium endophytique ; nous avons vu un peu plus haut le cas signalé par Noack ; des microphytes d'une autre nature que les champignons filamenteux, peuvent être pris pour ceux ci dans un examen sommaire, notamment les *Schinzia*, *Frankia*, *Entorrhiza*, qui se trouvent dans les renflements des Aulnes, Eléagnées, Joncs, *Scirpus*, etc (2). Les « éléments ayant les parois latérales réticulées et des flocons bruns de protoplasma-coagulé à l'intérieur » que signale en 1883 dans le voile des racines aériennes d'*Eria laniceps* de Janczewski (3), pourraient peut-être appartenir à des mycorhizes.

Si la racine est l'organe le plus souvent infesté, et si la tige peut aussi l'être quelquefois, l'endophyte ne remonte

---

1. N. Bernard, Thèse (1902), p. 11.

2. Correns, *Hedwigia* p. 39, 1897. Magnus, *Ber. der deutsch. bot. Ges.* Bd. VI, 1888. p. 100. Lagerheim *Hedwigia* 1888 p. 261. Brunchorst, *Untersuch. an d. bot. Inst. Tubingen*, Bd. II, 1886.

3. *Ann. des Sc. natur.* (*Bot.*) 7e série t. II, 1883, p. 57.

jamais jusque dans les pétioles des feuilles ni les pédoncules floraux, cela même chez les plantes très infestées et dont les feuilles, plus ou moins rudimentaires, sont souterraines, ainsi que j'ai pu le constater. En effet « les organes contaminés paraissent être presque uniquement ceux qui ont un rôle dans l'absorption... Le fait que cette localisation est assez étroitement déterminée, est de ceux qui peuvent porter à penser que les endophytes ont un rôle dans l'absorption ; mais c'est là faire une hypothèse qui n'est nullement nécessaire, et des conditions immédiates peuvent suffire à régler cette localisation » (1). Nous pouvons étudier l'application de ce principe. La question de l'infestation des racines aériennes est intéressante : dans les Orchidées épiphytes « les racines qui dans *Vanda*, *Ærides*, *Vanilla* etc., flottent librement dans l'air, ne renferment pas le champignon des mycorhizes » (2). J'ai aussi constaté cette règle très générale, que je n'oserais pourtant formuler d'une manière absolue ; en effet cette indemnité des racines aériennes tient 1° à ce qu'elles ont de la chlorophylle, dont nous verrons le pouvoir antimycélien ; 2° à ce qu'elles n'ont aucun contact avec le sol infesté. Mais si ces racines s'appliquent sur un substratum mycélisé, sol (3) ou arbre tuteur (4) et que la chlorophylle disparaisse à ces points, l'infestation peut s'y produire. Meinecke (5) a étudié en détail l'anatomie de ces racines aériennes, dont nous reparlerons d'ailleurs un peu plus loin (p. 65).

Nous pouvons étendre cette notion d'après laquelle le rôle absorbant d'un tissu ou d'un organe détermine essentiellement son infestabilité ; Bernard, dans le passage que

---

1. N. Bernard, Thèse (1902) p. 15.
2. Guignard, *C. R. Ac. Sc.* 23 oct. 1905, pp. 637-644.
3. Burgeff. *op. cit.*, p. 135.
4. J. de Cordemoy, *Comptes rendus* (voir à la Bibliographie).
5. *Beitr. zur Anat. der Luftwurzeln der Orchid. : Flora.* 1894, pp. 131-203.

je viens de citer ajoute : « La surface des organes absorbants est pour les endophytes le seul point de pénétration qui paraisse possible. » Il faut au moins, comme je viens de le dire à propos des racines aériennes, que les organes infestables soient largement en contact avec le sol : moyennant quoi, de simples rhizoïdes de Muscinées et même des amphigastres (Janse) peuvent être infestés. Enfin nous avons le cas des membres caulinaires.

Le exemples de *tiges* envahies par le champignon sont aujourd hui relativement nombreux ; Irmisch fut l'un des premiers à signaler l'infestation d'un rhizome adulte, chez le *Corallorhiza innata ;* depuis, un certain nombre d'autres envahissements mycéliens ont été signalés dans des rhizomes d'Orchidées et de Burmanniacées, surtout chez les *Epipogon*, *Corallorhiza*, *Aplectrum*, *Psilotum*, *Neottia Nidus-avis*, divers *Ophrys* et *Orchis* même (Fabre, Irmisch, Mollberg 1884, etc.). Mollberg a même pu classer les Orchidées en types à rhizomes infestés et à rhizomes indemnes (Cf. Burgeff, *op. cit.*, p. 118). Il est à remarquer que les plus régulièrement et les plus abondamment infestés de ces rhizomes sont ceux des plantes pauvres en chlorophylle (nous insisterons sur ce point plus tard) et à mode de vie très particulier, où le rhizome parfois ne porte absolument pas de racines, comme *Epipogon aphyllus*, dont le rhizome dérivé du protocorme, déformé en griffes coralloïdes, portant des poils absorbants, est par son rôle une véritable racine, si l'anatomie lui impose la dénomination de tige ; de même chez *Corallorhiza*, où les racines n'existent que virtuellement, et sont pratiquement remplacées par le rhizome ; et encore *Psilotum* : « le rhizome souterrain, qui joue ici le rôle des racines absentes, s'infeste abondamment » (1). Voir Pl. I, fig. 1.

Dans ces plantes, étudiées surtout par Thomas, Jen-

1. Gallaud, Thèse, p. 64.

nings, Hannah, Mac Dougal, Irmisch (1), la déformation du rhizome est frappante et caractéristique ; il est « coralloïde » et cet aspect se retrouvera, un peu moins marqué, dans les plantes un peu mieux pourvues de racines, comme le *Neottia nidus-avis*, où ces racines resteront encore relativement grosses et courtes (V. Thèse Bernard pl. III, fig. 21). Cet aspect des rhizomes aussi bien que des racines, a frappé tous les auteurs, qui ont même pu considérer la forme coralloïde comme un bon caractère macroscopique de l'infestation des racines (par exemple Udalrich Kramar pour *Pirola minor*) ; mais cela n'est guère vrai que pour les plantes à rhizome infesté comme les types très spéciaux que nous venons de citer : « Dans la plupart des mycorhizes endotrophes, la présence du champignon ne se manifeste à l'extérieur par aucune apparence sensible (2). » — « Rarement l'aspect extérieur des racines permet de décider si elles sont infestées (3). » — « L'examen microscopique des racines a seul permis de reconnaître les plantes infestées et celles qui ne le sont pas, sans qu'aucun caractère extérieur parût, à première vue, distinguer les unes des autres (4). » — De fait, si nous arrivons à des orchidées plus normales et à plus longues racines, nous voyons, comme dans les genres *Orchis* et *Ophrys*, que les racines ne sont plus aussi trapues, et que le rhizome n'est plus toujours infesté. Mollberg (1884), comme je l'ai dit plus haut, distingue les orchidées à rhizome infesté et celles dont le rhizome est indemne, mais il considère comme une règle que l'endophyte ne se propage jamais de l'ancien rhizome au nouveau, qui ne s'infesterait ainsi que par un endophyte venant de l'extérieur. Burgeff (5) en donne la

1. Voir à la Bibliographie les auteurs cités.
2. Gallaud, thèse, p. 104.
3. Idem, *ibid.*, p 14.
4. N. Bernard, thèse, 1902, p. 6.
5. H. Burgeff, *die Wurzelpilze der Orchideen*, p. 119.

règle suivante : le rhizome s'infeste chez les Orchidées où les anciennes racines meurent avant que les jeunes n'aient poussé, et il sert ainsi d'abri, de réserve aux endophytes qui y trouvent refuge en attendant que ce rhizome ait produit de jeunes racines qu'ils puissent envahir : « Den später auswachsenden Wurzeln der neuen Pflanze dient das hier verpilzte Rhizom als Pilzquelle. » Il donne comme exemple l'*Orchis mascula* ou *montana*, privée de racines au mois d'août et à rhizome envahi pendant ce temps. Cette théorie me paraît très vraisemblable et semble bien établie. Dans beaucoup d'autres Orchidées *toutes jeunes* (dans toutes, peut-être), l'infestation du rhizome de la plantule est la règle constante ; Noël Bernard en a étudié avec détails le processus dans sa thèse (1).

Parmi les racines de beaucoup de plantes, il en est de longues à fonctions absorbantes et d'autres renflées, à surface subérisée, qui ne servent plus que de magasin à réserves nutritives hydrocarbonées. Il existe aussi des types intermédiaires (racines absorbantes à réserves), dont l'aspect renflé et un peu irrégulier pourrait faire croire qu'il est dû à une déformation coralloïde produite par les endophytes : et comme ceux-ci s'y trouvent très fréquemment, on peut être amené à une conclusion erronnée, ou tout au moins très exagérée, sur leur rôle dans l'aspect physique de la racine ; la chose est nette dans le *Limodorum abortivum*, plante un peu spéciale au point de vue biologique à cause de sa grande pauvreté en chlorophylle, aussi n'insisterai-je pas sur elle. Il est remarquable que les racines tubérisées à réserves amylacées ne sont presque jamais (quoiqu'en ait dit Stahl) envahies par le champignon, comme je l'ai constaté et comme d'ailleurs Frank, Vuillemin, N. Bernard (2) l'ont établi : si pourtant ce champignon est avide d'amidon et qu'il le digère même à dis-

1. *Revue génér. de botan.*, t. XIV, 1902.
2. Bernard, thèse, 1902, p. 22-23.

tance par action diastasique comme l'ont reconnu la plupart des auteurs, il est au moins singulier qu'il ne soit pas attiré par cette masse de matériaux nutritifs (1) ; il est vrai que la zône la plus externe de l'écorce est en général très fortement cutinisée et difficilement pénétrable pour un mycelium externe ; mais il pourrait — ce qui arrive d'ailleurs quelquefois — s'y introduire en émigrant du rhizome ou de la base des autres racines. On peut donc déjà conclure que l'endophyte n'a pas un bien grand besoin des hydrocarbones emmagasinés dans la plante ; et que ce n'est qu'accessoirement qu'il lui arrive de les consommer dans les racines où il se trouve. « Les tubercules de Ficaire sont, comme les tubercules d'Ophydées adultes, indemnes d'endophyte ; quand la plante venant d'un tubercule commence à différencier ses bourgeons, avant la sortie des racines, l'infection n'y existe pas. Les racines absorbantes sont au contraire normalement infectées » (2).

Guignard (3) dit que les tubercules *entiers* seuls sont exempts d'endophyte « car lorsqu'ils sont palmés leurs ramifications qui s'allongent sous forme de racines parfois assez longues et remplissent alors sans aucun doute le même rôle absorbant que les racines ordinaires, peuvent aussi renfermer l'endophyte : c'est ce que j'ai constaté, par exemple, dans *l'Orchis latifolia* et *le Gymnademia conopsœa*. » Je dois dire que je n'ai pas constaté la régularité de ce fait, bien que la perméabilité de l'écorce des digitations plus ou moins absorbantes rende assez compréhensible la facilité d'une infestation ; mais on voit que l'envahissement d'un tubercule par

---

1. Ces lignes étaient déjà écrites quand a paru le mémoire posthume (*Ann. Sc. Nat.*, 1911) dans lequel Bernard établissait expérimentalement l'existence d'une fonction fungicide spéciale (de nature sans doute diastasique) chez les tubercules de *Soroglossum* : propriété qui expliquerait leur immunité vis-à-vis des endophytes.

2. Id., *ibid.*, p. 32.

3. *C. R. Ac. Sc.*, 23 oct., 1905, pp. 637-644.

l'endophyte est irrégulier. et que ce n'est qu'un phénomène accidentel et peu typique, accessoire et d'importance secondaire. Nous reviendrons un peu plus tard sur ce point, qui se rattache à une loi plus générale et que je considère comme importante : à savoir, que même dans les plantes que nous reconnaîtrons comme mycophytes obligatoires — par exemple les Orchidées — l'infestation reste facultative si l'on considère les racines formées tardivement chez la plante déjà adulte, ou bien les racines devenues âgées : nous verrons, en effet que seule la très jeune plantule a besoin de la symbiose mycophytique, et que les racines de formation tardive ne possèdent d'endophytes que si le sol ambiant favorise l'infestation ; d'autre part, les tissus de la plante parvenue à un certain âge possèdent des propriétés réagissantes analogues à la phagocytose, qui lui permettent de se débarrasser de l'endophyte — en admettant que celui-ci ait réussi à l'envahir. Il est donc facile de comprendre que certaines racines de plantes même « mycotrophes obligées » comme les Orchidées (Stahl), puissent être exemptes d'endophytes, sans qu'il y ait lieu de croire. avec Bernard et à Guignard, à une propriété un peu exceptionnelle. J'insisterai encore plus loin sur ce point à propos de racines même absorbantes et non tubérisées et à réserves, en montrant que cette variabilité toute passive dans l'infestation est commune à toutes les racines de formation secondaire et tardive.

Provisoirement, ne nous occupons pas de la constance de l'infestation mycélienne dans les racines tubérisées ou non, mais seulement de la relation entre cette infestation et l'apparence extérieure des racines. Dans les racines absorbantes, régulièrement mais modérément infestées, la déformation, comme je l'ai dit, n'est plus guère appréciable (en tenant compte de celle que produit l'accumulation des matières de réserve) : les racines sont seulement assez courtes, plutôt un peu grosses, avec une tendance à être courbées ou sinueuses ; mais ces particularités sont

d'autant moins frappantes que ce sont là des caractères très voisins de l'aspect ordinaire des racines de monocotylédones, auxquelles appartiennent en grande majorité les plantes mycophytes de ce type. Gallaud (1) remarque avec raison que les courbures de la racine peuvent être attribuées à la répartition inégale de l'endophyte dans l'organe (p. 17) et explique (p. 24) le mécanisme de la déformation. Comme autres productions particulières attribuables à l'endophyte, on pourrait citer avec Janse l'arrêt du développement des racines sympodiales, que lui et Gallaud ont signalé dans des plantes toutes arborescentes ; mais Gallaud (thèse, pp. 105-106) ne considère pas comme propres aux mycorhizes ces modifications, qu'on a retrouvées chez divers végétaux privés d'endophyte. Même remarque au sujet de l'absence des poils absorbants dans les racines mycorhizées : nous avons vu que Frank, à la suite de Pfeffer, avait soutenu que cette compensation était constante, mais que beaucoup d'observateurs, d'autre part, ont démontré depuis la fausseté absolue de cette assertion. « Quant aux mycorhizes endotrophes, écrit Sarrauw (2), le champignon ne gêne pas la production des poils absorbants, ce que l'on peut facilement constater chez *Juniperus communis* et *Taxus baccata*. » Möller (3) dit la même chose. Gallaud (4) conclut : « Pour ma part, je n'ai jamais pu constater de relation entre l'absence de poils radicaux et l'infection », et il cite des exemples. Frank, il est vrai, visait surtout les mycorhizes ectotrophes, et sur ce point Sarrauw avoue que souvent la gaine mycélienne ectotrophique empêche les poils absorbants de se développer : mais ce n'est que par suite de l'exagération vraiment excessive d'une pareille enveloppe formant manteau complet (Bruchmann) (3), car von Tubeuf (3) (1902) montre que

1. *Revue génér. de Botan.*, t. XVII, 1904 (thèse de Paris).
2. *Revue mycolog.*, n° 100, p. 159.
3. Voir à la Bibliographie les auteurs cités.
4. Thèse, 1904, p. 106.

même dans ces mycorhizes ectotrophes les poils absorbants sont nombreux et fonctionnels. La division dichotomique des racines serait due en partie à un champignon épiphyte d'après Janczewski (1874, sur *Pinus Strobus*) ; mais Gallaud (1) n'y ajoute pas foi. Pour en terminer avec les caractères macroscopiques attribuables à la mycorhization, disons que sur une coupe de racine vue à l'œil nu, la zone infestée se manifeste, si l'endophyte est très abondant comme dans le *Limodorum*, sous la forme d'une plage jaune ou brune ; comparée aux racines indemnes, « so lässt sie sich an der etwas gelblichen Färbung und an der Verdickung der Wurzel erkennen » (2). Quant aux modifications microscopiques, internes et profondes des tissus sous l'influence du champignon, nous ne nous en occuperons que dans la troisième partie. Une dernière observation, qui a de l'importance, est que les radicelles sont beaucoup plus fréquemment infestées que la racine principale, comme on l'a souvent observé, par exemple Burgeff (*op. cit.*, p. 102) ; Gallaud (thèse, pp. 25-26 et 34) note même comme toujours indemnes les *grosses* racines de *Ruscus ;* au chapitre suivant et dans la troisième partie, nous verrons que ce phénomène tient surtout, d'après moi, à l'âge des racines considérées, amenant : 1° la digestion des hyphes par les cellules ; 2° la subérisation des tissus externes, s'opposent à l'infestation ; 3° l'exfoliation de ces tissus externes, amenant le dépouillement des hyphes qui s'y trouvaient.

Les cas d'envahissement mycélien d'une tige *aérienne* et non adaptée à la fonction absorbante, doivent être fort rares ; personnellement, je n'ai jamais pu en rencontrer. Le seul exemple, à ma connaissance, est celui que cite

---

1. *Ibid.*, p. 25.
2. Burgeff, *die Wurzelpilze der Orchid.*, 1909, p. 102.

Möller (1) pour *Pinus sylvestris :* « On trouve de ces mycorhizes du haut en bas du système radicellaire, et même au-dessus du sol sur la jeune tige, au-dessous des premières feuilles. » Il est du reste très possible, puisqu'il s'agit d'une *jeune* tige, que ce soit un reste d'infestation destiné à disparaître rapidement, et qui, primitivement souterrain, s'est transporté là par la croissance rapide de l'axe hypocotylé.

On voit que l'infestation de la tige peut être fort variable, mais qu'elle s'observe assez fréquemment, surtout pour un rhizome hypogée et doué de fonctions absorbantes : il n'y faut donc voir qu'un simple phénomène de convergence physiologique, la racine et la tige devenant deux organes extrêmement analogues dans le cas des Monocotylédones citées plus haut (*Epipogon*, *Corallorhiza*, etc.). La nature même de l'organe n'entre pas en jeu ; et l'endophyte, ne faisant guère de différence entre le rhizome et la racine, ne se montre pas beaucoup « plus fort en botanique que la moyenne des étudiants », suivant l'humoristique remarque de M. Gaston Bonnier. Cette facilité d'infestation caulinaire montre encore l'impropriété du terme « mycorhize », puisque l'on peut assister à des alliances de mycélium et de tige, qu'on devrait appeler « mycostèles. »

Il nous reste à étudier la limitation de la région infestée dans la racine et dans la tige. Les ectophytes entourant d'un réseau la surface externe de la racine, nous n'avons à nous occuper ici que des endophytes. Ceux-ci pénétreront naturellement par l'assise pilifère (l'épiderme dans le cas d'un rhizome), *mais ne s'y répandront pas :* sur ce point, tous les auteurs sont d'accord. Ce qui ne veut pas dire que le filament mycélien continuera son chemin en

1. Möller, *Zeischr. für Forst-und Jagdwes.* XXXIV, 1902, pp. 197-215. Et dans *Rev. mycol.*, n° 99, juillet 1903, p. 105.

ligne droite vers le centre : en effet, l'assise subéreuse, comme nous allons le voir, peut parfois être trop impénétrable pour le mycélium, qui se trouve forcé de ramper sur elle et de la contourner jusqu'ici ce qu'il y trouve une cellule plus faible lui livrant passage. Mais ce n'est qu'un détour pour arriver à entrer : jamais il n'y a pelotonnement et développement du mycélium ni dans l'assise pilifère, ni dans l'assise subéreuse sous-jacente, Frank toutefois « trouve aussi dans l'épiderme *(sic)* des racines un réseau de pelotons communiquant entre eux et avec des champignons épiphytes par des filaments » (1). Mais les observations de cet auteur sont trop souvent erronées, et imprécises aussi, pour que nous puissions faire fonds de sa description.

Examinons d'abord l'entrée de l'endophyte dans l'assise externe. Beaucoup d'auteurs font observer que « jamais le champignon ne pénètre par un poil radical dans les cellules qui en ont : c'est toujours la base de la cellule qu'il perfore » (2). Burgeff au contraire décrit bien nettement le mycélium comme « approchant un poil radical au voisinage de sa pointe, perfore la paroi par une très nette « appression » et pénètre dans l'intérieur pour avancer tout droit dans la racine (3) » et il joint une figure à sa description. H. Jacob de Cordemoy (4) décrit l'entrée d'un endophyte de Poivrier dans une racine de Vanille-épiphyte, par les poils de cette racine. Il est étonnant que Gallaud n'ait jamais eu l'occasion d'observer la pénétration d'un poil par une hyphe, ce que je n'ai moi-même vu, du reste, qu'assez rarement ; en tout cas, il avait imprudemment employé le mot *jamais :* le mycé-

---

1. Résumé français (non signé) dans la *Rev. myc.*, n° 75, juillet 1897, p. 104. Le travail original de Frank a paru en 1891 dans les *Berichte der deutsch. bot. Ges.*
2. Gallaud. Thèse, p. 99.
3. H. Burgeff, *die Wurz. des Orch.*, p. 103.
4. C. R. Ac. Sc., 1906, pp. 391-393.

lium pénètre par où il peut, et voilà toute la vérité : « Les filaments mycéliens pénètrent dans la racine soit par l'intermédiaire des poils radicaux, soit directement par les cellules de l'assise pilifère (1). » Il ne faudrait pas en conclure que tous les filaments qu'on voit dans les poils, soient des endophytes en voie de pénétration : comme Garjeanne (2) et Golenkin (3) pour les Hépatiques, Marcuse (4) a montré que des hyphes peuvent être *émises vers l'extérieur* par l'endophyte, et dans ce cas elles passent par un poil. Mollberg (5) a même vu que ces « hyphes d'émigration » produisent des spores (*Platanthera bifolia*); Gallaud (6) l'a nié, mais plus récemment Burgeff (7), reprenant les observations de Mollberg et de Marcuse, l'a nettement démontré, avec photographies à l'appui, ajoutant que toutes les hyphes ne parviennent pas à percer le poil pour en sortir, qu'elles forment des spores, et que cette émigration d hyphes par un poil n'a lieu que dans les plantes où *l'entrée* du mycélium n'a au contraire jamais lieu que par la base d'un poil ou par sa cellule : cette dernière observation montre qu'il y a des plantes où les poils ne livrent jamais passage à un mycélium pénétrant. celle de Dangeard et Armand montre que dans d'autres plantes il n'y a sur ce point aucune règle bien absolue ; la pénétration varie probablement selon le degré de cutinisation des poils radicaux « qui sont d'ordinaire fortement cutinisés alors que les cellules mêmes qui les portent le sont beaucoup moins » comme le remarque Gallaud (thèse, p. 101), qui explique ainsi l'ordinaire immunité de ces

---

1. Dangeard et Armand, *Rev. mycol.*, n° 77, p. 13.
2. *Botan. Centrabl.*, XV, 1903.
3. *Flora*, Bd XC, p. 209.
4. *Anatom. biolog. Beitr. zur Mykorrhiz-Einfrage*. Inaugur. Dissert. Iena, 1902.
5. *Ienær Zeitschr.*, XVII, 1884.
6. Thèse (1904), p. 99.
7. *Op. cit.*, pp. 114-118.

poils. J. de Cordemoy observe, à propos de la Vanille, que « les cellules de l'épiderme, normalement lignifiées, ne le sont pas là où passe le mycélium » (1) ; mais il me paraît certain qu'au moment de l'entrée du mycélium, la lignification n'avait pas encore commencé.

La cutinisation plus ou moins marquée de l'assise pilifère, force parfois le mycélium à ramper sur la surface extérieure de la racine avant de pouvoir trouver un point de pénétration. Ajoutons que cette pénétration dans la racine peut avoir lieu non par un poil ou une cellule, mais par insinuation entre deux cellules, comme dans *Arum* ou *Paris* ainsi que l'a observé Gallaud (2), qui n'ajoute pas que le filament qui s'est ainsi faufilé entre deux cellules pilifères, perfore les parois latérales de celles ci, comme j'ai pu l'observer. Il est curieux de constater que ce n'est pas nécessairement une subérisation exagérée de l'assise externe, qui provoque cette insinuation intercellulaire, car Bernard (3) la constate chez les toutes jeunes racines de *Ficaria* : « le champignon pénètre entre les cellules épidermiques dans la région moyenne de la racine, il envahit ensuite les cellules corticales... les hyphes suivent, à la surface des racines, les lignes de séparation des cellules épidermiques. » La seule règle générale, c'est que les hyphes ne font jamais que pénétrer dans les cellules pilifères, et passer de là dans les cellules sous-jacentes, sans s'y attarder à former des pelotons : Chodat et Lendner décrivent dans *Listera* des filaments « qui n'y forment pas d'enchevêtrements comme dans les cellules corticales. Ces mêmes filaments paraissent dans d'autres cellules de l'assise pilifère, mais ne s'y multiplient pas plus que dans les poils » (4). « Le filament traverse généralement la cel-

---

1. C. R. Ac. Sc., 1904, p. 393.
2. Thèse citée, p. 99.
3. Thèse (1902), p. 34.
4. *Rev. mycol.*, janvier 1898, n° 77, p. 10.

lule en ligne droite (1). » La seule exception, comme l'observe Gallaud (*ibid.*), a lieu dans le cas où l'assise subéreuse est très fortement subérisée et offre une barrière par trop résistante à l'invasion du mycélium : celui-ci « s'allonge alors dans les cellules de l'assise pilifère, s'y ramifie et y donne parfois un pseudo-parenchyme. Il traverse quelquefois ainsi un très grand nombre de cellules jusqu'à ce qu'il trouve un point moins résistant dans l'assise subéreuse (1) ». Il est bien évident que ce n'est là qu'un phénomène de reptation et d'exploration imposé exceptionnellement par les circonstances accidentelles, et que l'on ne peut aucunement comparer au développement normalement pris par l'endophyte dans le parenchyme cortical.

L'assise subéreuse sous-jacente, comme je l'ai dit, n'est jamais destinée, pas plus que l'épiderme, à héberger l'endophyte : « Die äusserste [Schricht] unter der Epidermis gelegene bleibt pilzfrei, wie jene selbst (2). » Celui-ci ne fait que la traverser en ligne droite, pénétrant le plus directement possible dans l'écorce. Toutefois, comme nous l'avons vu, les cellules subérisées n'ont pas toutes la même résistance, et il en est qui se laissent traverser plus facilement que d'autres, établissant ainsi une communication entre l'assise pilifère et l'écorce parenchymateuse : c'est pourquoi Janse (3) les a appelées *cellules de passage* — elles avaient déjà été signalées par Oudemans et Leitgeb pour les Orchidées, par Juel (4) chez d'autres plantes. Elles peuvent même parfois, mais rarement, relier plusieurs cellules subéreuses entre elles, le mycélium rampant alors dans un certain nombre de cellules dans cette assise — comme il l'a fait pour l'assise pilifère — avant de pouvoir en sortir dans l'écorce. Janse a étudié et décrit les varia-

1. Gallaud, Thèse (1904), p. 99.
2. Burgeff, *op. cit.*, p. 103.
3. *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, XIV, 1897.
4. Gallaud, Thèse citée, 1904, pp. 24, 100.

tions que peuvent présenter ces cellules de passage ; je n'ai pu dégager aucune loi bien nette de répartition de ces cellules. Morphologiquement, elles n'ont aucune raison d'être considérées comme spéciales : ce sont simplement des cellules qui se trouvent être moins résistantes que leurs voisines : Gallaud (1), comme Janse et Oudemans, dit qu'elles « sont à parois minces, renferment un protoplasma abondant et un gros noyau » (p 100). Ce sont là les caractères d'une cellule encore jeune et en retard sur ses voisines ; l'affinité plus marquée pour certains colorants, indiquée par Gallaud (p. 24), peut tenir à la même raison, sans impliquer d'autre différenciation ; quant à la taille du noyau, elle est due, selon moi, à l'action hypertrophiante à distance, qu'exerce sur le système nucléaire le voisinage de l'hyphe, comme nous aurons l'occasion de le voir par la suite. Il reste intéressant de constater que ces cellules de passage demeurent plus longtemps vivantes que leurs voisines, déjà mortes : peut-être la présence de l'hyphe leur conserve-t-elle la vie en les nourrissant, ce qui ferait de leur caractère un *résultat* de l'infestation, et non une *cause* déterminant le choix du point d'entrée chez l'endophyte. En somme, il ne faut voir dans les circonstances réglant l'entrée et le passage du mycélium dans les assises externes, que des caractères banals et purement passifs, où seule la résistance de la matière entre en jeu. C'est aussi l'avis de Gallaud (thèse, pp. 100-101) contre l'opinion de Janse, qui invoque des raisons de chimiotropisme. L'attraction chimiotropique générale, par laquelle le champignon recherche l'accès dans la racine, est indiscutable, Gallaud et Burgeff sont d'accord là-dessus, mais elle ne paraît pas provoquer le choix de telle ou telle cellule d'entrée. Chodat et Lendner, dans le travail cité un peu plus haut, observent que « dans aucune section, on

---

1. Thèse citée (1904), pp. 24, 100.

n'a trouvé de pelotons mycéliens dans les cellules corticales de la région de la racine dépourvue de poils absorbants ». Ce fait — qui dément, par parenthèse, l'idée que les hyphes ont pour rôle de remplacer les poils — tient probablement à ce que la région privée de poils est assez âgée et notablement cutinisée

La manière dont se gonfle, puis s'étrangle le filament pour perforer la paroi puis passer par le trou, est facile à voir, et tous les auteurs l'ont décrite (Janse, Dangeard et Armand, Gallaud, Burgeff, etc.). L'orientation de ce filament et des ramifications des hyphes a été considérée par Gallaud comme pouvant nettement indiquer le sens de la propagation du mycélium, mais je ne suis pas du même avis, cette conception ayant entraîné Gallaud à des erreurs sur ce point, comme je l'ai montré plus haut. Cette pénétration à travers les membranes est enfin susceptible d'être produite par bien d'autres champignons que par de véritables endophytes, comme Gallaud n'a pas eu de peine à le vérifier expérimentalement, et comme tant de champignons parasites nous le montrent constamment.

Une fois entré dans la racine, l'endophyte va prendre un grand développement, soit dans les cellules dont il lui est aisé de perforer la paroi purement cellulosique, soit dans les méats intercellulaires ; ces deux modes de logement ne se trouvent pas indifféremment dans tous les végétaux d'après Gallaud, qui attache une réelle importance à cette distinction ; en mettant à part, bien entendu, les racines sans méats et où les endophytes ne peuvent par suite être qu'intercellulaires, les autres bien que pourvues d'espaces intercellulaires peuvent héberger l'endophyte dans leurs propres cellules (c'est le cas de la plupart des mycorhizes) ou bien seulement dans les méats, ce qui a lieu dans un certain nombre seulement de végétaux, parmi lesquels Gallaud cite *Arum maculatum* et *arizarum*, *Ruscus aculeatus* et beaucoup de Liliacées (*Allium*, *Endymion*, *Scilla*, *Ornithogalum*, *Phalangium*, *Muscari*, etc.), ainsi

que de Dicotylédones (*Ranunculus*, *Bellis*, *Orobus*, *Fragaria*, et beaucoup de Labiées). L'auteur ajoute qu'on ne saurait voir là une impuissance à franchir la paroi cellulaire, puisqu'à un moment donné ces endophytes font pénétrer dans la cellule des filaments spécialement adaptés arbuscules). (Ici, l'on pourrait objecter que ces arbuscules destinés à des fonctions spéciales, peuvent avoir aussi des moyens spéciaux, et notamment être pourvus de diastases cytalisantes qui manqueraient dans les hyphes ordinaires). D'ailleurs un mycélium d'abord intracellulaire devient intercellulaire (thèse Gallaud, p. 19) et, tout en se faufilant le long des méats, traverse parfois une cellule. En revanche, les endophytes du type intracellulaire (Orchidées) ne se trouveront jamais que dans les cellules, et non dans les méats, où il lui serait facile de passer, puisqu'il n'aurait qu'une paroi à perforer au lieu de deux, suivant la juste remarque de Gallaud (thèse, p. 103). Il est évident que dans ce dernier cas la relation entre la plante et l'endophyte est bien autrement intime que dans la série *Arum*-Liliacées-Labiées; la troisième partie de ce travail nous montrera pourquoi.

Je ne m'occuperai pas ici des relations intimes de la cellule corticale et de l'endophyte : ce sera dans la troisième partie que nous l'étudierons, car nous n'avons ici qu'à définir les limites purement anatomiques et morphologiques de l'invasion mycélienne. Les deux ou trois premières assises corticales environ (parfois un peu plus), paraissent être assez généralement indemnes ; le mycélium ne fait que les traverser sans s'y pelotonner ni envahir les voisines ; ce sont presque de véritables cellules de passage (Wahrlich) (1) : « les deux ou trois assises les plus extérieures ne présentent en général que des filaments mycéliens ou des pelotes rudimentaires ». [La région infes-

1. *Beitrag zur Kenntniss der Orchideenpilz.* (*Botan. Zeit.*, 1886, pp. 481-497).

tée] « reste séparée de l'assise subéreuse par une ou deux épaisseurs de cellules ordinaires » (1). Toutefois cela n'est pas absolu, et j'ai assez souvent constaté une notable installation du champignon dès la première assise parenchymateuse corticale ; plusieurs auteurs aussi le signalent d'ailleurs : Burgeff dans *Platanthera chlorantha* (Orchis montana) reconnaît que « la deuxième et la troisième [assises après l'épiderme] se remplissent d'hyphes lâchement entortillées régulièrement cloisonnées et se bifurquant souvent » (2) etc , ajoutant que le diamètre de ces hyphes augmente. « A partir de la région pilifère, un grand nombre de ces cellules étaient occupées par les pelotes caractéristiques. » Dangeard et Armand attribuent cette quasi-immunité relativement fréquente de l'écorce externe à la jeunesse et à l'activité de leurs cellules ; pourtant, les cellules tout à fait externes de l'écorce sont moins jeunes que celles de la région moyenne, puisque l'écorce externe de la racine se développe de façon centrifuge (van Tieghem) et c'est précisément dans le milieu de l'écorce que les pelotons acquièrent leur plus grand développement. Peut-être la petite taille des cellules externes suffit elle pour gêner l'amassement en pelote du mycélium. Quoi qu'il en soit, l'endophyte atteint son maximum de développement dans l'écorce moyenne, beaucoup plus près de l'extérieur que de l'intérieur ; dans les cellules internes il est déjà moins abondant, ce qui est sans doute dû à ce que les hyphes ont été en grand nombre digérées et phagocytées par les Verdauungszelle de la région moyenne.

Nous avons vu que les jeunes cellules d'une région méristématique sont généralement indemnes : mais de plus, dans cette écorce moyenne et interne, un certain nombre de cellules sont régulièrement exemptes d'infestation : ce sont « les cellules sécrétrices, de quelque nature

1. Chodat et Lendner, *Rev. mycol.*, janvier 1898, n° 77, p. 10.
2. H. Burgeff, *op. cit.*, p. 104.

qu'elles soient » (Gallaud), et celles qui contiennent de la chlorophylle (celles qui contiennent de l'amidon, en revanche, ne sont pas indemnes, bien au contraire). Les auteurs sont unanimes sur ce point : Gallaud (1), Burgeff (2), Dangeard et Armand (3), Wahrlich (4), et bien d'autres, s'accordent à reconnaître que dans les Orchidées, les cellules à mucus, à raphides, ainsi que les cellules à tannin ou à cristaux, ne sont jamais envahies par l'endophyte. Je ne connais qu'une exception (et je n'en ai jamais vu moi-même), c'est le cas de *Viola hirta*, où Gallaud (5) a vu l'endophyte dans une cellule à cristaux en oursins d'oxalate de calcium. Ce produit s'est probablement formé postérieurement à l'entrée du champignon. On ignore la cause de cette propriété, d'autant plus que l'on ignore aussi pourquoi ce sont ces cellules plutôt que d'autres, qui sont chargées des fonctions de désassimilation. L'immunité anti-mycélienne est-elle une propriété spéciale à ces cellules particulières, ou est ce simplement la nature des réactions qui s'y passent, qui éloigne le champignon ? Il en est de même pour les cellules à chlorophylle, que le champignon évite systématiquement (Gallaud l'a également reconnu pour les cellules à chloroleucites des Hépatiques (6). Ici, il me paraît assez probable que cette répulsion est causée par les substances — très actives, puisqu'elles agissent à l'état naissant — que forment par synthèse d'eau et de carbone les chloroleucites, et qui sont encore à peu près inconnues autrement que par hypothèses. Cette particularité suffirait à expliquer l'absence de champignons endophytes dans les tiges vertes

---

1. Thèse, p. 102 (*Rev. gén. de Bot.*, 1904).
2. *Op. cit.*, p. 105.
3. *Rev. mycol.*, 1898, n° 77, p. 15.
4. *Ibid.*, p. 3 (résumé français de Lendner).
5. *Loc. cit.*, p. 53.
6. *Ibid.*, p. 59.

épigées, et aussi leur rareté dans les racines aériennes et vertes des Orchidées épiphytes ; Guignard dit même que les racines aériennes d'épiphytes « paraissent dépourvues d'endophyte ; du moins n'en ai-je pas constaté la présence dans celles qui s'étendaient librement en l'air et n'avaient aucun contact avec le substratum (*Vanilla*, *Vanda*, *Aerides*) » (1). Je n'en ai pas observé non plus dans les racines aériennes d'Orchidées exotiques, d'ailleurs assez peu nombreuses, que j'ai pu examiner ; mais j'ai fait à ce sujet (p. 47) des réserves, car d'après Wahrlich des racines aériennes peuvent être infestées, et les parties envahies se reconnaissent à la coloration jaunâtre qu'elles prennent par décoloration des choroleucites si l'on en croit cet auteur — ce qui paraît singulier, si les cellules photo-assimilatrices ne sont point envahies par le champignon ; il est possible que celui-ci agisse à distance sur la chlorophylle, comme il le fait pour l'amidon. Dans les cas d'infestation, les grandes cellules aérifères et réticulées du voile, se comportent tout à fait comme celles de l'assise subéreuse. La grande rareté des racines aériennes mycorhizées, comme je l'ai dit (p. 47), ne tient évidemment pas seulement à l'existence de la chlorophylle, mais encore à la station de la racine, qui n'est ni absorbante, ni en contact avec un champ d'infestation (sauf la réserve que nous allons immédiatement formuler, deux lignes plus loin) : il y a donc là, comme pour les tiges aériennes, deux facteurs le plus souvent réunis, expliquant la raison de cette immunité très générale.

Un cas assez spécial d'infestation, et auquel faisait allusion la fin de la phrase que j'ai citée de Guignard, est la transmission, à un arbre support, d'un endophyte résidant dans la racine d'épiphyte qui l'enlace : Jacob de Cordemoy l'a signalée (2) d'abord pour la Vanille, qui

1. C. R. Ac. Sc., 23 oct. 1905, pp. 637-644.
2. Comptes rendus, 1904 et 1906 (voir à la Bibliographie).

s'enlace volontiers au *Pandanus* et paraît prospérer beaucoup mieux en mettant ses hyphes en communication avec l'arbre ; puis pour les Poivriers, qui vivent mieux si leurs racines enlacent des arbres vivants que des tuteurs en bois mort ; l'auteur cite notamment les *Piper nigrum*, *cubeba*. et *betle*, poussant sur des *Eriodendron*. Les cellules de passage sont bien nettement distinctes, il n'y a de poils absorbants qu'aux points de contact des deux végétaux; le mycélium, qui pénètre dans l'arbre en passant indifféremment à travers les cellules subérifiées ou entre celles ci, va jusque dans le phelloderme et l'écorce ramifier et pelotonner ses hyphes cloisonnées. Ici, ce serait le Poivrier qui fournirait l'endophyte à la Vanille. Cette relation arrive évidemment à toucher à la question du parasitisme, dont nous nous occuperons dans la troisième partie.

Quelle est exactement la limite interne de l'invasion mycélienne ? Presque tous les auteurs ont admis couramment que c'est l'endoderme : « ... l'endoderme : cette dernière assise est d'ailleurs, comme c'est le cas pour toutes les mycorhizes, toujours respectée » (1). « ... Jamais l'endophyte ne franchit l'endoderme » (2). « Le champignon ne pénètre jamais dans l'endoderme (3). » Je n'ai jamais pu observer, en effet, d'endophyte dans le cylindre central ; cependant le fait, bien que très rare, se présente certainement. N. Bernard affirme que dans la Ficaire « l'endophyte peut se rencontrer... même dans le péricycle » (4). Delacroix (5), considérant les mycorhizes du châtaignier comme de simples parasites dont la surabondance est la cause de leur maladie (contrairement à l'opinion de Frank et de

---

1. Gallaud, thèse pp. 23-24.— Voir aussi p. 16, note : « L'infection par les endophytes ne dépassant en aucun cas l'endoderme... »
2. Idem, *ibid.*, p. 101.
3. Sarrauw, *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 169.
4. Thèse (*Rev. gén. de bot.*, 1902), p. 33.
5. *Bull. Soc. mycol.*, 1897, p. 247.

Mangin), signale que leurs filaments pénètrent dans les grosses racines en envahissant même les rayons médullaires du cylindre central. C'est là un véritable parasitisme envahissant et dévorant, et l'on peut se demander si le mycélium qu'a vu Delacroix était bien l'endophyte de la mycorhize exagérément développé, ou bien s'il n'aurait pas pris pour un filament mycorhizien quelque parasite distinct et venu de l'extérieur, comme ce *Mycelophagus Castaneæ* étudié par Mangin (1) et qui, nuisible à l'arbre est également l'ennemi de la mycorhize (bienfaisante d'après Mangin) qu'il dévore. La pénétration de l'endophyte dans le cylindre central me paraît donc pouvoir exister quelque fois, mais très rarement. La barrière normale est ici, à n'en pas douter, l'endoderme dont les épaississements lignifiés et impénétrables sont précisément développés surtout dans la racine, bien plus que dans la tige ; et cet endoderme ne présente pas, comme les assises corticales externes, de points faibles ou d'irrégularités permettant le passage.

Quant à la répartition dans le sens de la longueur, la partie terminale et subterminale, jeune et en voie de cloisonnement, est sans endophytes ; les parties basales, trop anciennes, n'en ont généralement plus guère. C'est la partie moyenne de la racine qui est la plus infestée, souvent par places isolées. Le nombre et la disposition des points d'infestation ont été décrits de plusieurs manières différentes par bien des auteurs, ce qui tient à ce que c'est très variable, et au surplus, d'une faible importance et de peu d'intérêt général.

Quant aux conditions anatomiques limitant l'extension de l'endophyte dans la *tige* (et non plus dans la racine), le cylindre central paraît toujours intact, préservé par l'endoderme, et les cellules mortes épidermiques sont également presque toujours sans mycélium, celui-ci pénétrant le plus souvent non à travers l'épiderme, latéralement, en

1. C. R. Ac. Sc., 1903.

venant de l'extérieur, mais longitudinalement par l'axe végétatif, la souche caulinaire s'infestant progressivement dans le sens de la longueur à la suite de la mycorhization originelle produite dès le début de la germination de la graine en plantule, comme l'a étudié avec beaucoup de détails N. Bernard dans sa thèse Burgeff ayant également étudié le passage de l'axe germinatif aux racines dit aussi (1) : « Der Pilz dringt in die peripheren Gewebe der Keimachse, um vonda die entstehenden Wurzeln zu erreichen. In diesen *bleiben Zentralzylinder und Epidermis pilzfrei*, ersterer gänzlich, in letzterer werden selten infizierte Zellen ange troffen. » Je n'ai même vu que tout à fait accidentellement des cellules épidermiques pénétrées par l'endophyte d'une mycostèle. Quant à l'entrée d'un mycélium dans un rhizome par les poils de celui-ci, elle est rare, mais Jennings et Hanna l'ont observée.

On voit que les relations anatomiques des endophytes avec la plante sont fort variables, et qu'il n'y a pas possibilité de mettre en évidence à ce sujet quelque loi générale ou quelque particularité morphologique constante : le champignon envahit la plante un peu n'importe comment si l'on considère l'ensemble du règne végétal, évitant assez généralement les membranes épaissies, les régions exposées à l'air, les cellules à chlorophylle ou à produits d'excrétion figurés ; par contre, il a une tendance à rechercher les tissus vivants mais non méristématiques, les membranes minces, l'humidité et les produits nutritifs ou chimio-tactiques positifs. Ce n'est donc pas dans l'étude anatomique et statistique des *membres* infestés que nous pourrons trouver un principe général nous permettant de formuler la loi de distribution des mycorhizes. Nous allons poursuivre l'étude des autres conditions végétatives.

---

1. H. Burgeff, *die Wurzelpilze der Orchideen*, p. 96.

CHAPITRE II

L'AGE DE LA PLANTE

L'envahissement des plantes par les champignons susceptibles d'y vivre en endophytes (je ne parle évidemment pas des champignons purs parasites), se produit plus ou moins tôt, suivant l'espèce considérée ; mais en général il a lieu de bonne heure, bien avant que la plante n'ait approché de sa taille définitive ou n'ait commencé sa floraison ; c'est donc en pleine jeunesse et en pleine activité que l'union des deux végétaux se constitue, et cette circonstance, jointe à ce fait que la plante-hôtesse une fois envahie n'en continue pas moins fort bien toute sa carrière, ont permis de penser que ce n'était pas là un envahissement passif d'un être affaibli et dominé par un parasite nécrosant, et qu'il y fallait voir une symbiose.

Quoi qu'il en puisse être, nous pouvons reconnaître qu'un certain nombre de plantes sont mycorhizées dès leur plus extrême jeunesse, par exemple dès l'éclatement du tégument séminal (1)—parfois même avant (2) — et la toute première différenciation en radicule et en axe hypocotylé. Fabre (3) avait déjà reconnu l'existence de ces cellules infestées, dont le contenu opaque était, selon lui, de la bassorine. Dans ces plantes (par exemple les Orchidées), l'endophyte s'accommode donc fort bien de l activité des

1. H. Burgeff, *die Wurzelpilze des Orchid.*, pp. 72–74, fig. 8.
2. N. Bernard, Thèse (*Rev. gén. de bot.*), 1902, pp. 42 et 60.
3. *La Germinat. des Ophryd.* (*Ann. sc nat. bot.*, 1856), p. 166.

cellules en voie de division, contrairement à la répugnance ordinaire des hyphes endophytiques pour les méristèmes, dont nous avons parlé vers la fin du chapitre précédent, et sur laquelle insistent *pour d'autres plantes* nombre d'auteurs : Chodat et Lendner pour *Listera*, Treub et Gœbel pour les prothalles de Lycopodes, Groom pour les Burmanniacées, observent qu' « il faut, pour permettre le développement, des cellules ayant cessé de se diviser (1). » « Quels que soient les organes infestés, on n'y trouve pas d'endophytes dans les points végétatifs (2). Les endophytes ne pénètrent dans les cellules d'un tissu que quand celles-ci ont atteint à peu près leur maximum de taille (3). » Et de fait, d'ailleurs, les cellules en voie de division et de croissance sont encore indemnes (4) ; mais l'ensemble de l'embryon est un tissu jeune et très actif, dont la plus grande partie se laisse infester néanmoins (Cf. les descriptions de N. Bernard dans ses différents mémoires, de 1902 à 1909), chose que l'on ne trouverait jamais dans une racine bien formée et appartenant à une plante déjà d'un certain âge, comme nous allons le voir. L'embryon de certaines plantes au moins (Orchidées, *Ficaria*, Burmanniacées, Éricinées, prothalles de Lycopodes), *a donc pour l'endophyte une affinité beaucoup plus considérable que n'en aura plus tard la racine adulte de ces mêmes plantes*, où il serait tout à fait impossible à l'endophyte de vivre dans le méristème (Thèse Bernard, p. 44), et où même dans les cellules adultes et peu actives cet endophyte finira par être digéré. « On ne voit jamais d'infestation récente dans une portion âgée de la racine (5). » Voilà une notion dont

---

1. Chodat et Lendner, *Rev. mycol.*, 1898, n°. 77, p. 11.
2. Kuhn (*Flora*, 1889) dit que dans les Marattiacées, le champignon pénètre par le point végétatif, mais sans détails ni preuves, ainsi que le remarquent Chodat et Lendner (*loc. cit.*).
3. Bernard, thèse (*Rev. gén. bot.*), 1902, p. 16.
4. Idem, *ibid.*, pp. 42-44.
5. Idem, *Ann. sc. nat. Bot.*, 1909, p. 185.

il nous faudra nous souvenir, et que je considère comme de la plus grande importance.

Cette première catégorie de plantes est donc infestée d'une façon extrêmement précoce, et, ajoutons-le, très constante. Sans vouloir empiéter sur la troisième partie, où nous étudierons la lutte et la dégénérescence du champignon en « Klumpen », je dirai ici que les cellules corticales les plus grandes et les plus âgées digéreront le champignon et qu'ainsi les plantes infestées toutes jeunes ont tendance à ne plus l'être une fois adultes ; les parties âgées des racines, chez la plupart des plantes à mycorhization *précoce*, ne présentent plus de champignons, ce qui explique qu'à certains moments de l'année on trouve des racines (1) n'ayant plus guère d'endophyte, celui-ci ayant été en partie détruit dans les Verdauungszellen, et d'autre part le mycélium du sol ayant peut-être une certaine difficulté à pénétrer dans la racine âgée, dont les assises externes se sont durcies, comme le fait observer Grevillius (2) pour le *Botrychium* (3) ; mais même en tenant compte de ce dernier point (qui est bien autrement important chez les arbres), on voit que les racines d'Orchidées, par exemple, s'appauvrissent en mycorhizes avec l'âge, alors que c'est le moment où l'inverse va se produire chez les arbres. Chez un *Lœlio-Cattleya* par exemple, « im viertem Monat erreicht die Ausdehnung der Verpilzung ihren Höhepunkt » (4). On trouvera chez le même auteur (p. 121) des statistiques de l'infestation d'une racine de même orchidée suivant le moment de l'année et par conséquent l'âge ; pour *Orchis militaris*, Marcuse (5) observe une très abon-

1. Je parle, bien entendu, des racines des plantes de première année ; non de celles qui se sont formées sur la souche tuberculeuse vivace, celles-ci sont plus irrégulièrement infestées, comme nous le verrons et en expliquerons la raison
2. *Flora*, 1895. Bd LXXV, pp. 445-453.
3. Se reporter à la dernière phrase citée de Noël Bernard.
4. Burgeff, *op. cit.*, p. 76.
5. *Inaug. Dissert.* Iéna 1902.

dante communication mycélienne entre la racine et le substratum en octobre, et beaucoup moindre en juillet. Mais je n'attache que très peu d'importance à cette observation, parce que ce n'est évidemment pas la même racine que Marcuse a coupée et examinée à ces deux époques, et dès lors il a pu tomber, à l'une ou l'autre de ses observations, sur une racine moins infestée par suite de l'une des causes que nous étudierons dans les deux chapitres suivants. Les variations d'abondance du mycélium sont chose très générale dans les racines d Orchidées, comme le fait observer Burgeff (p. 122) d'après Marcuse. L'on n'a le droit de parler d'une manière générale de l' « abondance » ou de la « rareté » des mycorhizes, qu'après avoir fait un nombre considérable de coupes dans diverses racines de divers échantillons d'une même plante, de même que le floriste doit avoir vu des dizaines et des centaines de fois passer sous ses yeux une plante, pour avoir quelque droit à évaluer sa fréquence dans la localité. Si d'ailleurs on veut admettre la loi de Marcuse, que personnellement je crois assez exacte, elle nous permettra de mettre en évidence ce fait singulier : c'est que les hyphes reliant la racine au sol seraient beaucoup plus abondantes à l'époque de la vie ralentie (plein automne) qu'au moment de la floraison et de la fructification, qui est celui où la plante a le plus besoin de matériaux et d'activité. La théorie « mycotrophique » de Frank et consorts se trouverait donc ici — une fois de plus — démentie par les faits. C'est dans la troisième partie de ce travail, je le répète, que nous développerons et discuterons ce point plus à loisir ; mais dès maintenant j'ai tenu à le mettre en évidence et à souligner son importance.

Si maintenant nous étudions non plus des Orchidées, Burmanniacées, Pirolacées, Gentianées, Epacridées, Éricinées, prothalles de Lycopodes, et autres plantes très abondamment et très régulièrement mycorhizées dès leur extrême jeunesse, mais bien les arbres et une assez

grande quantité de dicotylédones surtout, nous allons voir une seconde catégorie de plantes qui se comporteront tout autrement à l égard des champignons du sol. Ici, les plantules très jeunes (pendant les quelques semaines qui suivent leur sortie de la graine) seront toujours dépourvues d'endophytes, et à peu près toujours aussi d'ectophytes — il est bien évident que nous ne nous occupons pas des cas de pur parasitisme par des champignons se fixant de façon accidentelle et exceptionnelle sur de jeunes plantules destinées à dépérir et à mourir. — J'ai bien souvent constaté cette immunité des très jeunes plantes appartenant à des types arborescents et non constamment mycorhizés à l'état l'adulte. J'ai notamment étudié les racines de tout jeunes chênes (*Quercus robur* et *Q. pedunculatus*), de Pins (*Pinus silvestris*, *P. maritima*) et enfin de l'*Hippophæ rhamnoides*, arbre particulièrement intéressant parce qu il est fréquemment mycorhizé une fois adulte et surtout parce qu'il appartient à une famille très riche en mycophytes. Ces plantes montrent une affinité assez variable pour le mycélium ; les *Quercus* se laissent rapidement envahir, et il faut les examiner tout à fait jeunes : âgés de quelques semaines et pourvu de deux feuilles bien vertes et développées, ils commencent déjà à avoir leurs radicelles pourvues d'un mycélium bien visible à la loupe et même à l'œil nu, formant une mycorhize ectotrophe assez peu développée d'abord, mais bien connue et signalée depuis longtemps, car elle est facile à voir. Les *Pinus*, dont la croissance est variable, mais toujours lente et irrégulière, ne sont envahis par le champignon mycorhizien que plus tard (d'après mes observations du moins) ; en revanche, cette mycorhization sans être constante à beaucoup près m'a paru plus régulière que chez les *Quercus*. Quant au genre *Hippophæ*, je n'ai pu en examiner qu'un trop petit nombre de pieds pour formuler nettement les conditions d'envahissement mycorhizien, car celui-ci m'a paru au cours de mes recherches se faire avec

une variabilité et une irrégularité déconcertantes. Mais en tous cas j'insiste sur ce que les très jeunes plantules (de quelques jours ou tout au plus de quelques semaines) ne m'ont toujours fourni que des préparations *sans mycorhizes*. Peu d'auteurs ont insisté sur cette particularité : pourtant Gallaud (1) dit de *Ruscus* : « L'infection (*sic*) n'est pas précoce, car il n'y a jamais d'endophytes dans les racines très jeunes, même dans celles qui ont déjà atteint une longueur de 2 à 3 centimètres. » Et un autre auteur dit à propos des arbres : « Les champignons ainsi associés en symbiose. . évitent de se fixer sur les plantules sortant des graines en germination, ainsi que sur ces jeunes arbres (2). » C'est tout à fait l'inverse de ce qui se passe pour les plantes de la première catégorie ; et comme ces dernières à l'âge de quelques mois ont le plus haut degré d'infestation, on ne peut invoquer l'activité spéciale du méristème en pleine division, comme cause de l'immunité. Mais si nous arrachons avec un peu de précautions un petit arbre à peine un peu moins jeune, par exemple un chêne de quelques mois seulement, nous voyons facilement que sa touffe de racines est entremêlée d'un léger duvet blanc qui est formé par des hyphes : celles-ci pénétrent dans les tissus de la racine et sont intimement unies à la jeune plante, qui ne paraît pas s'en porter plus mal, puisqu'elle se développe fort bien. Ces deux circonstances avaient autorisé Franck à considérer cette association comme définitive et symbiotique par excellence, et c'est même à la suite de l'étude de ce type forestier qu'il a créé le nom de *mycorhize*.

Si le jeune arbre a besoin de champignons symbiotes, il faut qu'une raison particulière l'ait empêché durant les tout premiers mois d'accepter l'intrusion de ceux-ci, qui pullulaient dans le sol ; comme les endophytes d'Orchidées

1. Thèse citée, 1902, p. 27.
2. A. Acloque, *Cosmos*, n° 1137, 10 novembre 1906, p. 512.

savent fort bien s'installer dans une plantule dont les tissus sont en voie de cloisonnement, ce n'est pas l'activité du méristème, je le répète, qui peut être une raison pour contrarier l'entrée de l'endophyte dans l'arbre si celui-ci avait pour celui-là une grande attraction. Mais du moins ces hyphes une fois admises, devraient elles s'installer aussi complètement et définitivement que possible s'il y avait là une « eusymbiose » (1)harmonique. Elles devraient notamment former chez l'arbre adolescent et adulte des mycorhizes endotrophes et constantes. Or,il n'en est rien, et la catégorie des plantes à infestation tardive est aussi une catégorie de plantes à infestation essentiellement inconstante et irrégulière. Pour reprendre les exemples cités plus haut. Gallaud (2) dit que « l'infection absente dans les grosses racines de *Ruscus* n'est pas constante dans les petites.. le fait est d'autant plus remarquable que le champignon a tout le temps de pénétrer dans les radicelles ». Il en dira autant de l'*Arum* (p. 17) et d'une quantité d'autres Angiospermes.

Quant aux arbres adultes de l'Europe (Conifères, Amentacées et Cupulifères) qui ont été très étudiés par Hartig. Frank, Möller, Sarrauw, von Tubeuf,Jaccard, Müller,etc., ilssont très irrégulièrement et superficiellement envahis, — si irrégulièrement,que ce point est un de ceux de l'histoire des mycorhizes où les auteurs se sont le plus contredits. Sans revenir sur la question de la présence ou de la disparition des poils absorbants suivant l'absence ou l'existence d'un réseau extérieur de mycorhizes, rappelons quelques-unes de ces divergences : Möller 3) dit que chez les Pins les mycorhizes ectotrophes sont

---

1. Voir chap. III, p. 173.
2. *Ibidem*.
3. *Zeitschr. für Forst. und Jagdwes*, XXXIV, 1902, p. 209, et *Rev. mycol.*, juillet 1903, n° 99, p. 105.

seules connues,alors que ce même Alf. Möller en 1902 (1) chez *P. Silvestris* et Sarrauw chez *P. Strobus*, en ont vu d endotrophes. Möller observe un accroissement de mycorhizes chez les Pins de sol sablonneux et sans humus, alors que Frank soutient, au contraire, que la mycorhize est propre aux sols humeux. Frank, Schlicht, Noack, admettent que la coiffe devenue inutile se réduit à une seule assise avec vestiges des anciennes ; Mangin (2) et Sarrauw (3) disent qu'elle se maintient, mais ce dernier la voit « forte », et Mangin flétrie et plus ou moins déchirée. Toutes ces controverses montrent simplement — outre l'excessive tendance des auteurs à généraliser — l'extrême variabilité des rapports entre la racine des arbres et les champignons. Sur ce point, l'accord des citations (car il s'en produit quelquefois) est instructif ; Möller sur de jeunes *Pinus Sylvestris* et Sarrauw sur de jeunes *P. Strobus*, ont trouvé « non seulement des mycorhizes ectotrophes, mais aussi, un peu partout, des mycorhizes endotrophes,puis des radicelles exemptes de champignon » (4). On ne saurait mieux montrer combien ces mycorhizes sont irrégulières, facultatives et accessoires, subordonnées aux circonstances extérieures. « Sur ces racines en voie de croissance [*P. Strobus*] l'on peut observer toute la série des passages depuis la racine dépourvue de champignon jusqu'à la mycorhize endotrophe et à la mycorhize ectotrophe (5). » Je rappelle ici que j'ai de mon côté trouvé la même variabilité dans le mycophytisme d'autres *Pinus*, que je l'ai surtout rapportée à l'âge de la jeune plante examinée, et que j'ai trouvé les très jeunes Pins généralement *exempts* de mycorhizes endotrophes.

---

1. *Zeitschr. für Forst. und Jagdwes*, XXXV, 1903, p. 324, et *ibid. ut supra*.
2. C. R. Ac. Sc., 28 mars 1898, pp. 978-981.
3. *Rev. mycol.*, 1903, n° 700, p. 162.
4. Sarrauw, *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 161.
5. *Ibid.*, p. 162.

Chez les arbres angiospermes surtout, « toutes ces familles possèdent des mycorhizes ectotrophiques, toutes les mêmes, mais en plus ou moins grande quantité : les saules, les bouleaux et l'aulne en présentent le moins, et n'offrent pas toujours une gaine mycélienne ; le chêne occupe un degré intermédiaire, et la gaine mycélienne atteint son maximum de développement chez le hêtre, ou bien encore plus chez le charme et le coudrier » (1). Pour un autre auteur, « les mycorhizes sont constants sur les racines des charmes, châtaigniers, noisetiers, des hêtres, chênes ; moins constants sur celles des sapins, pins, saules » (2). (Il ne s'agit ici que des mycorhizes ectotrophes.) Stahl (3), lui, met en première ligne comme arbres à mycorhizes *Populus* (bien que lui-même indique cet arbre comme étant à mycorhization variable suivant le sol) et *Salix ;* puis *Tilia ; Betula* se montre beaucoup plus irrégulier ; ces deux derniers sont proclamés toujours indemnes par Frank (1885-1888) ; enfin chez *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus*, les mycorhizes peuvent manquer ; on trouvera un grand nombre d'exemples dans son mémoire. La liste de Frank est de son côté fort différente. Quant à moi, j'ai constaté la même irrégularité dans la mycorhization des arbres : *Salix caprœa* m'a fourni, comme à Stahl, des mycorhizes, *S. triandra* et *S. viminalis* point, *Betula* n'a paru plus riche en champignons que ne le cote Sarrauw, *Alnus* ne m'en a pas donné, *Quercus* et *Carpinus* beaucoup moins que Sarrauw et Acloque ne l'indiquent (excepté une racine de *Carpinus* âgé, pourvue d'une belle gaine ectotrophique). Je n'ai pas examiné *Tilia*, *Acer* ni *Populus ; Ulmus* ne m'a pas montré de mycorhizes, *Corylus* en avait mais moins que ne l'indique Sarrauw (je nai pu avoir beaucoup d'échantillons). En somme, ces indications de fréquence

1. *Ibid.*, pp. 163-164.
2. A. Acloque, *Cosmos*, 10 novembre 1906, n° 1137, p. 512.
3. *Jahrb. für wissench. Botan*, XXXIV, 1900, p. 551.

sont aussi divergentes que possible, et rien n'est plus variable que le mycophytisme ectotrophe chez les arbres adultes. L'irrégularité est si grande que Stahl estime que « les Conifères sont des mycotrophes facultatifs, que... dans des sols pauvres en humus les mycorhizes peuvent faire défaut (1), tandis que dans les sols riches en humus et secs, la présence de mycorhizes peut devenir une condition indispensable à leur existence » (2). Et cela ne doit pas être moins exact pour les autres arbres, comme une étude analogue le montre aisément ; je l'ai surtout constaté sur l'*Hippophæ rhamnoides* où j'ai trouvé des racines très mycorhizées avec d'autres — plus nombreuses — sans champignons. Ses mycorhizes ont été déjà décrites et figurées ailleurs, mais l'on n'a pas signalé l'extrême variabilité de l'infestation chez cet arbre adulte, cité plus souvent comme généralement envahi

D'une manière générale, les mycorhizes endotrophes sont rares chez les arbres — au moins ceux de nos pays, car nous verrons qu'elles sont très répandues dans les espèces de Java (Janse) — elles manquent même absolument chez *Acer* selon Stahl, alors que le champignon ectophyte s'y observe plus ou moins communément.

L'endophyte, qui est évidemment beaucoup plus nettement allié à la plante que le simple réseau ectophyte, est assez rare chez les arbres pour que l'on ait nié sa présence, dans les premiers temps de la question ; d'ailleurs, ici encore, les arbres se comportent de façon très variable : les mycorhizes ectotrophes n'ont aucun rapport avec les endotrophes d'après Möller tout d'abord, puis lui-même (1902) et Sarrauw indiquent que le contraire peut avoir lieu. « Les Abiétinées en ont d'ectotrophes, le *Taxus* d'endotrophes, et les *Juniperus* ont les deux sortes de myco-

1. On sait que B. Frank a soutenu le contraire.
2. Résumé français de R. Ferry, *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 180.

rhizes » (1). Nous étudierons d'ailleurs cette question avec plus de détails dans le chapitre suivant. Mais on voit que l'infestation ici est donc relativement tardive, fort variable, irrégulière, peu pénétrante (2) ; une plante appartenant à cette catégorie n'a évidemment que fort peu d'affinité pour le champignon qui l'assiège (réseau d'Hartig) et la poursuit : « L'intensité plus grande de croissance des racines longues s'oppose au développement du champignon, en le repoussant complètement ou bien en lui permettant de pénétrer dans l'écorce de la racine, transformant alors celle-ci en mycorhize endotrophique, tandis que la croissance lente des racines courtes favorise le développement du champignon et lui permet d'entrelacer ses filaments pour former une gaine et le réseau intercellulaire (3) » [d'Hartig]. Peut-être y a-t-il quelque exagération dans cette loi ; mais dans son ensemble elle me paraît bien s'adapter aux observations. En tout cas, les arbres n'ont pas une bien grande propension à conserver leurs champignons ; Frank, transplantant dans un substratum sans mycélium de jeunes hêtres à mycorhizes et par conséquent infestés, voit que « les champignons des racines cessent de s'accroître, ils disparaissent graduellement, de sorte que les mycorhizes se transforment peu à peu en racines privées de champignons » (4). La plante saisit donc l'occasion de se débarrasser du champignon. Frank, par une singulière inconséquence, n'en conclut pas moins à la quasi-nécessité de celui-ci.

Bien mieux, les racines qui ont pris de l'âge arrivent à repousser l'ectophyte qui les enlaçait ; « en règle générale, c'est seulement durant les premières années de leur vie

---

1. Ferry, résumé français de Stahl. *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 180.
2. « Ce champignon ne pénètre pas à une grande profondeur. » Kamiensky, *loc. cit.*, 1882.
3. Sarrauw, *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 162.
4. Traduct. L. Mangin, *Rev. mycol.*, octobre 1895, n° 68, p. 150. Original dans *Berichte der deutsch. Bot. Ges.*, 1892.

que beaucoup d'arbres possèdent ce chevelu, tandis que plus tard cet organe ne se développe que durant un certain temps et d'une façon rudimentaire » (1). « Il est très rare de rencontrer des endophytes dans les racines principales, surtout dans celles qui ont plus d'une année d'existence (2). » Il est infiniment probable que quelques unes au moins des cellules de l'écorce agissent comme Verdauungszellen, pour digérer les rares endophytes intracellulaires qu'on y a parfois positivement signalés ; mais je n'ai malheureusement pas pu le vérifier moi-même. Il faut aussi tenir compte, plus simplement, de l'exfoliation des racines âgées, qui expulse les assises extérieures infestées ; dans tous les cas, la réinfestation de la racine âgée par les hyphes du sol est rendue presque impossible par l'épaisseur des assises subéreuses de celle-ci. Toutes ces causes réunies font que la racine *âgée* est le plus souvent indemne. Ce troisième stade de la vie de la plante, où celle-ci a une tendance à échapper à l'union mycorhizienne, est d'ailleurs peu constant, et surtout fort difficile à caractériser et à délimiter ; rien de plus variable que les racines d'arbres comme grosseur, protection subéreuse, âge, vitalité ; le sol où elles se trouvent est très divers, humeux ou sablonneux, infesté de champignons ou non, les parasites y abondent qui les guettent ; on ne peut nettement parler d'état adulte correspondant à ce troisième stade, dans de telles conditions. Un quatrième stade consisterait dans l'extrême vieillesse de la racine, devenue à moitié morte, assiégée et envahie par toute la flore mycélienne du sol ; à cet âge l'infestation finit par se produire inévitablement. Mais

---

1. Gasparrini (1836), cité par Sarrauw (*Rec. mycol.*, 1903, n° 100, p. 165). Il s'agit ici de mycorhizes ectotrophes.

2. Gallaud, Thèse, p. 34. Cet auteur signale plusieurs fois cette absence de champignons dans la racine principale de plantes dont les radicelles sont infestées, notamment *Parnassia* (p. 47), *Ruscus* (p. 23), *Arum* (p. 17), *Stachys Betonica* (p. 34), *Pulmonaria* (p. 36), *Fragaria* (p. 37), etc.

alors il ne peut plus être question de mycorhize : on n'a plus affaire ici qu'à un véritable cas de parasitisme banal — je dirais volontiers de saprophytisme, les parties envahies ne comptant plus guère comme vivantes. Il est d'ailleurs hors de doute que c'est à ce dernier stade que s'appliquent nombre d'observations d'arbres « malades », et que les « mycorhizes » que l'on a voulu y voir n'étaient que des infestations parasitaires. Nous y reviendrons au chapitre suivant, et dans les chapitres III et V de la troisième partie.

Il peut paraître singulier que je n'aie cité que des arbres — ensemble tout à fait hétérogène au point de vue taxonomique, et ne possédant de commun que des caractères de pure convergence — comme exemples de plantes de la seconde catégorie. C'est que, au chapitre IV, nous pourrons ranger toutes les autres plantes soit dans l'une, soit dans l'autre de ces deux catégories que l'étude de l'âge considéré comme facteur de l'infestation nous a permis de distinguer, et dont je résume les caractères différentiels :

Première catégorie. — Mycotrophes obligatoires (Orchidées, Burmanniacées, Éricacées, etc.). Infestation très précoce et absolument régulière, mais durant peu. *Premier stade* (toute jeune plantule ou même embryon encore indifférencié): toujours infestation endotrophe. *Deuxième stade* (jeune plante) : émission d'hyphes, digestion des hyphes restées à l'intérieur en pelotons, tendance à la désinfestation.

Deuxième catégorie. — Mycophytes facultatives ou anamycophytes (arbres, la plupart des Dicotylédones). *Premier stade* (toute jeune plantule) : pas d'infestation. *Deuxième stade* (jeune plante) : infestation au moins externe, et assez générale, mais non constante. *Troisième stade* (plante adulte) : indifférence à l'égard de l'ectophyte, infestation

limitée ou rendue impossible, commencement de digestion de l'endophyte, ou expulsion par exfoliation. *Quatrième stade* (plante âgée) : les racines privées de tout pouvoir réagissant se laissent envahir (pas constant) : il ne s'agit plus, alors, de mycorhization.

Même en négligeant les deux derniers stades, qui souvent se différencient mal du second parce qu'ils sont difficiles à établir et de caractères peu constants, on voit : que certaines plantes sont infestées dès leur germination, par un endophyte dont elles cherchent ensuite à se débarrasser(1); d'autres, indemnes au début, sont envahies plus tard seulement et de façon inconstante et variable, de façon exactement inverse par conséquent.

---

1. Cette notion de lutte entre la plante et le champignon, n'est encore donnée ici que comme résultat brut de la recherche statistique de l'endophyte dans l'hôtesse; mais nous n'aurons le droit de l'affirmer absolument qu'après en avoir fait l'étude qualitative dans la troisième partie.

CHAPITRE III

ENDOTROPHES ET ECTOTROPHES

Je ne développerai pas longuement ce chapitre, dont le sujet se trouve déjà en partie traité dans le chapitre précédent, auquel celui-ci se relie de façon immédiate et continue. Il s'agit seulement de discuter les raisons qui ont fait distinguer aux anciens auteurs (Frank, Stahl) les mycorhizes dites « endotrophes » des mycorhizes « ectotrophes », de voir si ces deux types peuvent se succéder ou coexister, et quelles relations peuvent dans ce dernier cas s'établir entre eux. La mycorhize ectotrophe, que nous appellerons, plus prudemment, racine à ectophyte, est celle où le champignon forme un revêtement externe; l'endotrophe (racine à endophytes) a ses cellules envahies par les pelotons du champignon, qui ne forme pas d'enveloppe — ou fort peu — sur la jeune racine, où ses filaments venant de l'extérieur, pénètrent tout droit (sauf les réserves signalées, pp. 58-60). La première catégorie de mycorhizes se trouve surtout, comme nous l'avons dit, chez les arbres de nos régions (Conifères, Amentacées), tandis que le second type est surtout répandu chez les Orchidées et quelques autres familles herbacées.

Disons tout d'abord, et sans insister sur cette question pour le moment (voir III[e] partie, chap. V), que l'on a très certainement beaucoup exagéré la notion de mycorhize chez les arbres, en prenant l'habitude de donner ce nom à toutes les réunions de racines et de champignons que l'on trouvait; ces associations étant dans bien des cas, à mon avis,

plus ou moins purement parasitaires au lieu d'être eusymbiotiques. Dans un travail récent, V. Ducomet (1) a mis en évidence, chez le châtaignier, l'existence de fausses mycorhizes à mycélium brun parasite de plusieurs autres sortes de mycorhizes authentiques. La question des rapports des Tubéracées avec la racine des Cupulifères, en particulier, mérite depuis Rees et Boudier une étude critique que nous ne pourrons faire que dans la troisième partie, après avoir abordé le problème de la physiologie des mycorhizes. A ne considérer que les descriptions anatomiques, rien ne nous empêcherait, s'il nous en prenait fantaisie, de baptiser mycostèle la réunion d'un tronc de Pin et d'un mycélium subcortical d'*Armillaria mellea*, puisque d'une part le Pin possède une gaîne mycotrophique externe et intercellulaire, et que d'autre part on peut en trouver dans des tiges.

La gaîne formée sur des radicelles d'arbre par un ectophyte étant facile à voir, a été étudiée par de nombreux auteurs de la « première période » de Gallaud. Mangin l'a bien décrite (2) : « La surface de ces radicelles est couverte d'un manchon formé par un feutrage de filaments mycéliens étroitement appliqués contre la radicelle. A la face interne de ce manchon, les filaments mycéliens se détachent çà et là et pénètrent dans les cellules de l'écorce, contractant avec celle-ci une union plus étroite sans altérer leur contenu ni provoquer, comme plusieurs auteurs l'ont soutenu (3), la destruction des tissus. A la face extérieure, les filaments mycéliens deviennent plus lâches et se prolongent dans le sol ; ils sont quelquefois en si grande quantité, qu'ils simulent les poils absor-

---

1. *Ann. de l'École nation. d'agric. de Rennes*, 1909. Résumé par F. Guéguen, *Bull. Soc. mycol*, 1910, XXVI, 3e fasc., p. 368.

2. *Revue mycol.*, n° 68, oct. 1895, p. 149.

3. Ceci corrobore ce que je disais un peu plus haut sur l'interprétation erronée de beaucoup d'auteurs, qualifiant de mycorhizes des cas de parasitisme.

bants. Aussi, dès 1840, Hartig décrivait-il chez *Pinus silvestris* (en l'interprétant mal, nous l'avons vu p. 15), une gaîne ou manchon auquel Sarrauw a donné le nom de « réseau de Hartig ». Appelée de diverses façons (*Pilzmantel*, Frank ; *Pilzscheide*, Rees ; *Pilzrinde*, Bruchmann), retrouvée en 1878 par Müller sur le Hêtre, etc., cette croûte mycélienne est à mailles plus ou moins serrées, ce qui peut, comme nous l'avons dit, influer sur le développement des poils absorbants ; elle est si variable qu'on a voulu créer des types bien nets distincts les uns des autres ; Sarrauw (1) réserve le nom de *réseau de Hartig* au cas où l'ectophyte forme un « réseau intercellulaire dans l'écorce extérieur de la mycorhize » (p. 160), mais si le manchon ne fait que recouvrir la racine sans s'insinuer entre les cellules, il n'aura plus droit à ce titre : dans le *Strobus* « se présente en même temps une gaîne mycélienne avec le réseau de Hartig entre les cloisons des cellules » (p. 162). « La gaîne mycélienne ainsi que la plupart des hyphes du réseau de Hartig... » (p. 164). « *Abies pectinata* et *Larix europœa* possèdent des mycorhizes ectotrophes avec gaîne mycélienne et réseau de Hartig... *Cedrus Libani* ne m'a montré aucune gaîne mycélienne ni aucun réseau de Hartig... Chez *Cedrus Deodara*, von Tubeuf a trouvé çà et là le réseau de Hartig sans gaine mycélienne (p. 166). » Il me paraît exagéré de vouloir tenir à distinguer si rigoureusement ces deux types de « Pilzscheide» qui sont si indifféremment réunis ou isolés, quand le même Sarrauw se contentait de décrire ce réseau ainsi : « Toute la surface de la radicelle est enveloppée d'une gaîne mycélienne de tissu parenchymateux (p. 160.)» Si nous nous rappelons le réseau d'exploration et d'attente que forme l'endophyte en rampant sur la surface d'une racine trop subéreuse, à la recherche d'un point d'entrée (voir chap. I,

1. *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 160. Toutes les citations suivantes sont empruntées au même mémoire.

p. 59), et le cas si curieux d'un réseau intercellulaire chez *Ficaria* (p. 58), nous devrons avouer que voilà bien des types différents de mycorhize ectotrophe, qui paraissent bien représenter tous la même chose. Mais pour ce dernier cas du moins, y a-t-il une différence essentielle et typique entre la Pilzscheide superficielle et le réseau intercellulaire de Hartig d'une part, et de l'autre le réseau d'exploration formé par un champignon destiné à pénétrer dans les cellules de l'écorce ? En d'autres termes, y a-t-il une différence absolue entre une mycorhize ectophytique et une mycorhize endophytique ?

Les auteurs n'ont pas été d'accord — ni entre eux, ni souvent avec eux-mêmes — au sujet des relations entre ces deux sortes de mycorhizes : Kamiensky (1882) ou Mangin (*Rev. mycol.*, n° 68, 1895, p. 149) insistent sur le caractère superficiel de l'envahissement mycélien, et tendent évidemment à considérer l'ectophyte comme tout à fait distinct de l'endophyte, ces deux formations ne coexistant d'ailleurs presque jamais, à ce que croient les plus anciens auteurs. Dans les radicelles de Cupulifères, « on n'y observe jamais de filaments intracellulaires. Le réseau signalé par Frank (1) n'existe donc (?) pas dans les mycorhizes normales » (2). (Cela dépend de ce que l'on considère comme « mycorhizes normales ».) « Nous trouvons par suite chez les Orchidées, Éricacées... l'exemple d'une symbiose... qui est bien différente de celle que présentent les mycorhizes ectotrophes des Conifères et Cupulifères. » (3). L'auteur ajoute que cette différence consiste en ce que la plante ectotrophe ne consomme pas ses champignons, simples inter-

---

1. Le réseau dont il s'agit est formé par la communication de pelotons intracellulaires, et je citerai à la page suivante la description qu'en donne Frank.

2. Mangin, C. R. Ac. sc., 28 mars 1898, pp. 978-981.

3. *Berichte der deutsch. Bot. Ges.*, 1891. La phrase citée est extraite du résumé français (non signé) paru dans *la Rev. mycol.*, n° 73, juillet 1897, p. 105.

médiaires absorbants, tandis qu'il n'en va pas de même pour les endophytes des Orchidées, par exemple ; mais on voit qu'il distingue ces deux types de mycorhizes jusqu'à les opposer.

Or, les travaux plus récents n'ont fait que signaler des rapports de plus en plus nombreux entre l'ectophyte (qu'on le nomme comme on voudra) et l'endophyte, ces deux formations coexistant et s'associant beaucoup plus souvent que ne le pensaient les auteurs de la « première période », et notamment Frank. Celui-ci même, dans le travail que je viens de citer (1891), reconnaît que chez les Éricacées et groupes voisins, on trouve dans les assises externes de la racine des pelotons reliés les uns aux autres et communiquant également avec des champignons épiphytes par des hyphes (1). Est-ce là une mycorhize endotrophe ou bien une ectotrophe ? Il n'est guère possible de choisir raisonnablement l'une des dénominations ou bien l'autre, la description de Frank étant d'ailleurs assez médiocrement précise ; mais si l'on veut bien se reporter aux nombreuses citations de Müller, Stahl, Frank, Sarrauw, Möller, etc., que j'ai relatées à la fin du chapitre précédent, on se convaincra qu'il n'y a aucune raison pour opposer (morphologiquement, car au point de vue descriptif la distinction reste bonne si on ne la prend que pour ce qu'elle vaut, et elle garde de l'intérêt et même de l'importance au point de vue physiologique) les « mycorhizes endotrophes » aux « mycorhizes ectotrophes » des anciens auteurs. Dans les deux cas l'on est en présence d'une invasion de la plante par un mycélium venu du sol : il enlace la racine sans pouvoir entrer soit en aucune manière (*Pilzscheide* de Rees), soit seulement entre les cellules (réseau de Hartig), soit les deux ensemble (*Abies, Larix*), soit en formant des pelotons dans les cellules (réseau de

1. C'est là le réseau auquel faisait allusion la citation de Mangin à la page précédente.

Frank) et en communiquant avec une gaine ectotrophique (Éricacées, Frank; *Pirola*, Kramar), ou en formant une mycorhize encore plus franchement endotrophe et ne communiquant plus que fort peu avec l'extérieur qui est dépourvu d'ailleurs de manchon ectophytique (Orchidées); et l'on a entre tous ces types un nombre indéfini de transitions et de combinaisons. Dans les Cupulifères, Sarrauw (p. 169), à la suite de Gibelli, dit que chez le Hêtre «dans l'écorce de la mycorhize le mycélium reste intercellulaire»; mais l'étude de Gallaud sur le trajet inter-ou intracellulaire du mycélium, a montré qu'il n'y aucune relation constante entre l'infestation du méat et le fait, pour la mycorhize, d'être ectotrophe; de sorte qu'en fin de compte nous en restons à cette notion: que si les cellules externes sont très subérisées et difficilement pénétrables (la plupart des arbres sont dans ce cas), le mycélium ne peut que recouvrir la surface (Pilzscheide), ou se glisser entre les cellules superficielles (réseau de Hartig) ou au plus former quelques pelotons communiquant entre eux, dans les cellules purement superficielles et suffisamment abordables (réseau de Frank), ce qui nous mène au cas de la mycorhize endotrophe pure: la transition se fera par le cas où les couches externes ne sont pas aussi impénétrables (divers Cupulifères jeunes et Conifères [Sarrauw, p. 192]), et où la toute jeune plantule même était déjà infestée endotrophiquement (Éricinées, Pirolacées): alors aux pelotons intracellulaires se relie un mycélium ectophytique, on a ainsi les deux prétendues sortes de mycorhizes à la fois, l'ectotrophe restant en relations avec l'endotrophe et avec le sol; on en trouvera des exemples dans Frank, Sarrauw, et surtout dans la description de *Pirola*, étudiée par U. Kramar (1). Un pas de plus et nous

1. Udalrich Kramar, *Stud. uber die Mykorh. von Pirola rotundif.* (*Bull. internat. de l'Acad. Sc. de Bohème*. Prague, 1901, t. VI, pp. 9-13, 1 planche.

arrivons aux plantes où le champignon est à peu près exclusivement endotrophique, la gaîne extérieure intercellulaire encore existante dans le cas précédent, ayant ici disparu, et les relations superficielles étant de moins en moins abondantes : « Pour les mycorhizes endotrophes, il faut cependant observer qu'on ne trouve que très rarement des cordons mycéliens en dehors des racines (1). » Sarrauw exagère, selon moi, cette rareté des communications externes, que les citations des autres auteurs montrent plus fréquentes. D'ailleurs nous étudierons plus à fond, dans la troisième partie, la communication des endophytes avec le sol.

Enfin, si la plante est à racines franchement herbacées et que surtout l'infestation ait été précoce (Orchidées), les hyphes ne perdent point de temps à former un réseau ectophytique : elles pénètrent du premier coup dans la racine, et s'en vont tout droit vers l'intérieur, comme le dit Burgeff ; les mycorhizes ectotrophes ne se présentent en effet que fort rarement chez les Orchidées ; Mac Dougal (2) cite seulement *Aplectrum spicatum*, dont le manteau mycélien des racines est la continuation de celui des arbres, ce qui nous reporte exactement au type (à mon avis fort peu caractéristique d'une vraie relation symbiotique) du *Monotropa*, au type étudié par Kamiensky et pour lequel je propose la dénomination de *mycosyndrydisme*. Mais chez toutes les autres Orchidées on a donc une mycorhize endotrophe pure, restant reliée au sol (Janse), contrairement à ce que dit Gallaud. Toutefois, en la décrivant comme provenant des filaments du sol et restant en relations avec ceux-ci, je suppose que l'Orchidée est encore jeune et se laisse infester par les hyphes de l'humus, comme ce qui passe pour les arbres ou autres plantes de

1. Sarrauw, *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 171.
2. Mac Dougal, *Bull. Torrens botan. club*, 1898. L'auteur considère le cas comme une vraie symbiose (les endophytes coexistent).

la « deuxième catégorie ». En fait, cette communication sera moins abondante et moins fréquente (1) évidemment si l'endophyte ayant infesté l'embryon dès le début de la germination, ou ayant pénétré dans des racines de seconde formation en venant du rhizome, n'a qu'à se multiplier sur place dans les tissus, ou à se propager dans le sens longitudinal ; dans le *Neottia*, la région infestée « est parfaitement continue dans tout le corps de la plante, et normalement n'a pas de région de contact avec la surface extérieure ; c'est une erreur de croire que les filaments mycéliens peuvent, en s'étendant au dehors, suppléer à l'absence totale de poils radicaux (2). On ne voit que d'une manière tout à fait exceptionnelle des champignons dans les cellules épidermiques, leurs hyphes ne se prolongent pas au dehors... L'infection s'étend de proche en proche dans le corps même de la plante ; il n'y a pas de contamination constante par le sol dans le cours de la vie » (3). Comme je l'ai dit dans la première partie, Gallaud aussi a été frappé de cette indépendance des endophytes d'Orchidées, et il l'a systématisée en l'exagérant quelque peu (4). Mais on voit que, si l'on prend la précaution de mettre à part les cas très fréquents de parasitisme pur (nous ne pourrons nous occuper de chercher un critérium à ce sujet qu'après avoir abordé le partie physiologique de ce travail), on peut trouver toutes les transitions (5) et relations possibles entre la gaîne mycélienne exclusivement superficielle de certaines radicelles d'arbres, et l'endophyte

---

1. Les rapports de l'endophyte avec le substratum seront étudiés avec détails dans la troisième partie, chapitre IV.

2. Nouvel échec à la théorie mycotrophique de Frank ; il est bien évident que si le champignon a pu jouer un rôle utile chez la jeune plantule, il ne peut plus être considéré chez l'adulte comme un nourricier, mais seulement comme un franc parasite trop heureux d'être logé et nourri par la plante chez laquelle il est tapi.

3. N. Bernard, Thèse (*Rev. gén. de bot.*, XIV, 1903), pp. 37 et 38.

4. Gallaud, Thèse (*ibid.*, XVII, 1904), *passim*.

5. C'est ce que dit aussi Noll dans le *Lehrbuch der Botanik* de Strasburger, pp. 176-177 de la 5e édition (Iéna, 1902).

indépendant de l'extérieur, du *Neottia*. Il n'y a qu'une sorte de productions mycophytiques, un seul type morphologique de mycorhize, que l'on a le droit, pour la seule commodité de la description, de dédoubler, sans trop insister, en deux types approximatifs, dénommés avec une exagération anatomique aussi bien que physiologique, « endotrophes » et « ectotrophes ».

CHAPITRE IV

LE MODE DE VIE DE LA PLANTE

Jusqu'ici, nous n'avons guère étudié que l'influence que peut exercer *l'anatomie* des organes de la plante hôtesse, sur la répartition des mycorhizes. Je vais examiner dans ce chapitre l'influence qu'exerce à cet égard une autre série de caractères, savoir : ceux qui régissent la biologie générale de toute la plante, les particularités que présentent ses caractères généraux et son mode de vie. A vrai dire, et malgré les beaux travaux d'Irmisch, de Wahrlich, de Janse, de Stahl, de Gallaud, nous n'avons encore qu'une quantité relativement restreinte d'observations, et nous ne pourrons en tirer des conclusions générales qu'avec beaucoup de prudence et de modération. Cependant le nombre des plantes étudiées commence à être suffisamment élevé (certainement plus d'un millier), et porte sur une assez grande quantité de familles ou de types différents, pour nous permettre de dégager un certain nombre de conclusions générales avec des chances suffisantes d'exactitude.

Pour débrouiller et ranger les nombreux facteurs qui concourent à déterminer « le mode de vie de la plante », je les diviserai d'abord en caractères végétatifs, puis en caractères reproducteurs. Les caractères taxonomiques ne sont que la synthèse des précédents.

§ 1. — *Caractères végétatifs*

(Anatomiques et physiologiques)

Un des caractères les plus frappants et les plus importants pour caractériser la biologie d'une plante, est l'existence chez elle du parasitisme, du saprophytisme ou de l'autotrophie ; de plus, la présence ou l'absence (plus ou moins complète) de chlorophylle, est au point de vue anatomique le correspondant du mode de vie physiologique dans beaucoup de cas, que ce soit l'un de ces caractères qui résulte de l'autre ou inversement. Je ne discuterai pas ici la signification exacte des termes parasitisme et saprophytisme : cette grave question sera étudiée dans la troisième partie, quand nous aborderons le problème de la symbiose. Pour le moment, admettons pour les plantes la distinction classique et communément employée en *autotrophes* (pouvant assimiler par elles-mêmes les éléments existants dans le sol et le carbone à l'état combiné dans l'air, le tout étant presque exclusivement sous formes inorganiques), en *saprophytes* (auxquelles une partie des éléments chimiques nutritifs doivent être livrés combinés sous une forme déjà organique, pour pouvoir être absorbés malgré le manque très général de pigments assimilateurs), et enfin en *parasites* chez lesquelles le saprophytisme s'aggrave du fait que les matériaux offerts doivent être non seulement tout combinés en substances organiques, mais encore appartenir à des tissus vivants, de sorte que la plante parasite absorbe non seulement de la matière, mais de l'énergie toute faite. Malgré les nombreuses exceptions et transitions que présentent ces trois modes de vie (par exemple les légumineuses à nodosités, qui, bien qu'autotrophes, ont recours à des microphytes inférieurs pour produire des transformations de composés azotés), une telle classification sera

suffisante pour l'étude statistique comparative que nous voulons faire.

Il n'est pas douteux que l'hétérotrophie limitée (saprophytisme ou semi-parasitisme) d'une plante, soit une circonstance favorable à la mycorhisation ; celle-ci est même si fréquente et si notable chez les phanérogames hétérotrophes, que les premiers auteurs ont eu le tort, comme je l'ai dit, de s'adresser tout d'abord à des plantes de cette catégorie, chez lesquelles ce mode de vie spécial compliquait la question. Il me suffira de citer le *Monotropa* et le *Neottia*, véritables types de plantes à mycorhizes, et dont le mode de vie saprophytique ou mycosyndrydique, sans assimilation carbonée par photo-synthèse, est bien connu de tous les botanistes ; notons encore, comme spécialement riches en endophytes, par rapport aux autres Orchidées, *le Limodorum abortivum*, dont la richesse en chlorophylle est faible, et qui sans être mycosyndrydique, ni parasite, n'est pas aussi autotrophe que le voulait Chatin (1), mais « malgré sa chlorophylle, est saprophyte et doit prendre la plus grande partie de son carbone dans l'humus » (2), le *Corallorhiza*, l'*Epipogon*, les Burmanniacées comme *Thismia Aseroe*, etc. Mac Dougal, Groom, Johow, ont particulièrement étudié les Orchidées de ce type (3). Des Orchidées bien vertes et franchement autotrophes, comme *Epipactis latifolia*, *Listera ovata* (4), ou les Cypripédinées (5), sont beaucoup moins richement et moins régulièrement infestées. Mais reconnaissons tout de suite que des plantes à myco-

---

1. *Rev. sc. nat.*, Montpellier, 1874.
2. Ed. Griffon, *Ann. sc. nat. Bot.*, X, 1899, p. 75.
3. Voir à la Bibliographie les auteurs cités.
4. « L'infestation des racines chez le *Listera ovata* et *Epipactis latifolia*, est irrégulière et relativement faible. » (N. Bernard, *Ann. sc. nat. Bot.*, 1909, p. 83). »
5. *Cypripedium calceolus* ist häufig fast pilzfrei (H. Burgeff, *op. cit.*, p. 133). Mac Dougal constate le même mycophytisme facultatif chez les *Cypripedium* nord-américains.

rhizes bien typiques paraissent pourtant bien autotrophes, comme beaucoup de Gentianacées, d'Éricinées et de Polygalées ; encore, si nous nous adressons à des types saprophytes, la mycorhization y apparaît de suite plus frappante : dans les Gentianacées par exemple, la seule plante où les endophytes soient mentionnés dans la thèse de M. Perrot (1), est précisément une espèce semi-saprophyte pauvre en chlorophylle, *Obolaria virginica* (p. 193). Il est regrettable que cet auteur n'ait pas recherché et indiqué un peu plus de mycorhizes, si fréquentes (Stahl) dans cette famille; elles doivent être tout particulièrement abondantes dans les genres saprophytes-parasites et sans chlorophylle, comme *Bartonia*, *Leiphaimos*, *Cotylanthera*, *Voyria*, *Voyriella*, etc. Je n'ai malheureusement pas pu aborder moi-même ce travail comparatif.

On peut rapprocher du saprophytisme la vie en substratum humeux. Rien de moins précis et de plus mal défini chimiquement que l'humus, mélange minéro-organique extrêmement variable suivant le sol, la végétation et l'état de décomposition de celle-ci. Früh et Schrœter (2) avouent qu'il n'est actuellement pas possible de donner une bonne classification des milieux humiques (3). Les mémoires sur la formation et la composition de l'humus sont nombreux, on en trouvera l'indication d'un certain nombre dans la Bibliographie qui termine ce travail. La substance dite *humus* contient un peu de tout, et notamment d'abondants hydrocarbones résultant de celluloses et de calloses plus ou moins décomposées, de l'acide humique qui a la même provenance (Berthelot l'a obtenu par action de HCl sur du sucre) et qu'il serait probablement abusif de considérer

---

1. *Ann. des sc. natur. Botan.*, 1899, 8e série, t. V.
2. *Die Moore der Schweiz*, 1904, p. 5.
3. La meilleure paraît être celle de Knop *(die Bonitirung der Acker erde*, p. 67; 1871). Voir aussi les travaux de Wollny et de G. J. Mulder, 1861.

comme caractéristique de l'humus, enfin des albuminoïdes provenant des champignons qui y foisonnent et des débris végétaux ; le tout, bien entendu, sans préjudice des sels minéraux et de l'eau fort abondante dans cette masse un peu spongieuse. Une plante ne saurait trouver mieux comme alimentation, même en vivant sur une autre plante hôtesse, et un terrain aussi richement pourvu de provisions peut convenir admirablement aux plantes les plus pauvres en chlorophylle : aussi bien des végétaux y menant une vie qui paraît autotrophe, sont en réalité plus saprophytes que bien d'autres communément considérés comme tels ; nous y en trouverons donc un grand nombre (notamment d'orchidées), à peu près totalement dépourvues de chlorophylle, comme *Neottia*, ou tout au moins fort peu vertes, comme *Goodyera*, *Limodorum*, etc.

L'abondance exceptionnelle de mycorhizes dans ces plantes d'humus, est très facile à constater, et tous les auteurs l'indiquent : les plantes de sous-bois (où l'humus est si fréquent) forment, d'après les observations que j'ai faites moi-même et celles que j'ai pu réunir, la très grande majorité des dicotylédones mycorhizées : Gallaud indique comme particulièrement infestées parmi les Labiées, « *Stachys Betonica* et *Teucrium Scorodonia*, deux espèces abondantes dans les sous-bois et dans les sols pourvus d'humus (1) » ; Stahl n'indiquait cette dernière plante que comme facultativement et variablement infestée ; il observe même que cette infestation dépend du sol sablonneux ou des sous-bois sombre (2), mais à vrai dire ici l'on n'a aucune raison d'attribuer la moindre tendance au saprophytisme à ces plantes bien vertes ; aussi je les considère comme simplement contaminées par les champignons de l'humus, et ce ne sont que des plantes à mycorhizes facultatives. Si l'humus est un substratum recherché par les

1. Gallaud, Thèse p. 34.
2. Stahl, *loc. cit.*, p. 551.

plantes hétérotrophes, il peut donc être aussi un agent d'infestation, de sorte que la relation entre le mycophytisme et la nature semi-organique du sol peut bien n'avoir pas lieu toujours dans le sens qu'on croirait; il n'y a pas toujours relation de causalité certaine, et bien des mycophytes existent en sol absolument privé d'humus, comme bien des plantes humicoles ne sont sans doute pas saprophytes. Mais pour les plantes d'humus à caractères saprophytiques et infectées d'endophytes, les exemples abondent : on en trouvera des quantités dans Stahl et Janse (1).

Il en serait probablement de même pour les plantes de tourbières ; mais celles-ci sont encore trop peu connues au point de vue des mycorhizes, pour que nous puissions en tirer des conclusions bien nettes. Früh et Schröter (*op. cit.*) insistent en plusieurs endroits (pp. 8, 13-15, 180, 223) sur ce que les plantes à mycorhizes [au moins facultatives], comme *Vaccinium*, *Betula*, les Ericinées, ne se trouvent que dans les *Hochmoore*, tourbières à facies terrestre prédominant, et non dans les *bas-marais* de Lesquereux, à facies essentiellement marécageux : dans la vraie tourbe filamenteuse autochtone semi-aquatique (*Fasertorf*) ils indiquent Cypéracées Equisétinées (anamycophytes) et ajoutent : *Mykorkhiza* fehlt (p. 8) ; mais dans la Hochmoortorf, où ils signalent en abondance Ericacées et Empêtrées (pp. 13, 15) ils observent « Torf häufig von mycelien der Mykorhiza durchsetzt », « Mykorrhizenpflanzen... sind häufig : Mykorhiza besitzen alle Ericaceen, *Empetrum*, *Betula*, *Pinus*; *Lycopodium inundatum* hat ma Stamm Pilzlager », alors que dans les Flachmoore ils ne signalent que des cypéracées, graminées, joncées, polypodiacées, sans mycorhizes, Ces indications sont à noter, mais nous

---

1. On trouvera d'utiles et nombreuses remarques (faites d'ailleurs incidemment) sur la nature du sol et les plantes à mycorhizes, dans le *Lehrbuch der ökolog. Pflanzengeogr.*, de Eug. Warming (édit. allem. par Knoblauch. Berlin, 1896, pp. 90, 99, 104, 329-330).

ne pouvons en tirer grand parti ; les auteurs s'en tiennent à d'antiques notions sur la nature des mycorhizes, et leurs figures là-dessus ne sont que de très vagues croquis, assez mal reproduits d'ailleurs.

L'humus, comme je l'ai dit à la page précédente, peut agir en tant que milieu saprophytique par sa composition chimique, mais aussi, en tant que substratum à mycorhizes, comme agent contaminant, les hyphes y étant très abondantes. Aussi, je le répète, les anciens auteurs ont eu tort de commencer l'étude des plantes mycorhizées par celles de l'humus, qui agit à la fois par sa constitution chimique à l'usage des plantes saprophytes peu photo-assimilatrices, et par ses végétaux inférieurs vivants et associables aux plantes de façon symbio-parasitaire. De ces phytoorganismes du sol humeux, je ne parlerai pas ici : c'est dans la quatrième partie surtout que nous verrons la flore du sol, à la suite des travaux d'Oudemans et Köning. Mais il faut d'abord terminer l'étude de l'humus au point de vue nutritif et en laissant provisoirement de côté la question du saprophytisme des plantes qui l'habitent.

Les Ophioglossées, Jungermanniacées, Ericinées, Orchidées, le *Buxbaumia*, y ont leur domicile de choix, et y abondent : or beaucoup de ces plantes ne sont ni saprophytes (au sens classique et courant du mot) ni privées de chlorophylle : elles pourraient donc tout aussi bien habiter ailleurs puisqu'elles savent se nourrir autotrophiquement (toujours l'entendant selon la notion classique) : mais ces végétaux sont tous mycorhizés, et si elles ont recherché l'humus c'était pour s'y faire infester et non par besoin de s'en nourrir comme le *Neottia*, le *Goodyera* et les plantes décolorées mycosyndrydiques. On voit qu'il ne faut pas rapporter toujours aux mêmes causes les circonstances qui paraissent semblables. La vie humicole, pas plus que la vie saprophytique, ne peut *suffire* à expliquer le mycophytisme chez ces plantes régulièrement mycorhizées.

Quant aux arbres, qui ne sont comme nous l'avons vu,

que tardivement et irrégulièrement mycophytes, Frank (1) considère les pins et les hêtres comme beaucoup plus développés et mieux mycorhizés dans l'humus que dans un sol arénacé ; chez *Fraxinus* et *Æsculus*, ce n'est même que sur des exemplaires provenant de sol humeux, que Stahl a pu trouver des endophytes. Dans les pays tropicaux, où la végétation intensive et l'action pourrissante de la chaleur humide produisent un humus extrêmement abondant dans les forêts (2), Janse a trouvé infestées les 46 plantes arborescentes qu'il y a étudiées (en tout, 69 espèces infestées sur 75 observées). Mais Möller (3) déclare au contraire que les mycorhizes ectotrophes se développent toujours si le sol est sablonneux et privé d'humus, et jamais si le sol est exclusivement composé d humus ; Stahl, dont je viens de citer une observation de sens contraire à celle-ci, n'a trouvé (4) infesté *Populus nigra* qu'en sol maigre seulement. Cela montre combien chez les arbres la mycorhization est variable et facultative, et uniquement fonction des circonstances extérieures et de ce qui peut se trouver dans le sol. Si nous nous adressons non plus à la simple observation mais à l'expérience, Frank (1) en stérilisant par la vapeur d'eau à 100 degrés pendant plusieurs heures le substratum humeux et en évitant une infestation ultérieure, a observé un dépérissement progressif des plantes (*Pinus*) ainsi cultivées, par rapport à d'autres plantes témoins en humus non stérilisé ; l'infestation leur redonne de la santé. Mais Stahl (sur d'autres plantes il est vrai, notamment *Linum usitatissimum*) a trouvé que « les plantes en général

---

1. *Ber. der deutsch. bot. Ges.*. 1892.

2. Mais si la chaleur humide des tropiques favorise considérablement la formation de l'humus, les régions polaires ne sont pas pour cela dépourvues de mycorhizes : celles-ci y ont été particulièrement étudiées par Hesselman, Bih. till. K. svenska Vetenkaps. Ac. Handinger, Bd XXVI, Afd. III, n° 2, pp. 1–46, 3 pl. et Gunnar Andersson (Hettner, geogr. Zeitschr. VIII, 1902, p. 19).

3. *Zeitschr. für Forst. und Jagdwes*, IV, 1902, pp. 197–215.

4. Stahl., *loc. cit.*, p. 550.

se développent beaucoup plus vite et plus vigoureusement dans l'humus stérilisé que dans l'humus non stérilisé (1) », et il en conclut naturellement que les champignons de l'humus que la stérilisation a tués, étaient d'avides et dangereux concurrents pour la plante, loin de lui être utiles. Une aussi étonnante divergence peut tenir à ce que les deux auteurs n'ont pas opéré avec les mêmes végétaux; mais la raison en est surtout, selon moi, dans ce que Stahl stérilisait l'humus par les vapeurs de l'éther, tandis que Frank en employant la chaleur humide, provoquait diverses modifications chimiques et notamment des coagulations d'albuminoïdes et de diastases, qui pouvaient altérer considérablement le pouvoir nutritif de l'humus, Lui-même reconnait du reste un peu plus loin que « certaines parties des combinaisons humiques sont modifiées par la vapeur d'eau bouillante », ce qui est parfaitement exact ; mais il ajoute « elles peuvent se dissoudre dans l'eau et sont par conséquent plus facilement assimilées par les racines des plantes ». (2). Ceci est une pure hypothèse, assez fantaisiste et que ni la théorie chimique ni l'expérience ne vérifient.

Les plantes saprophytes peuvent donc vivre dans l'humus ou non, et ces deux caractères si voisins — vie humicole, vie saprophytique — ne sont qu'en partie parallèles à la mycorhization, parce que celle-ci peut résulter non seulement du mode de vie de la plante, mais aussi de la nature du sol très propre à l'infestation, puisque lui-même est envahi par les hyphes qui y pullulent. C'est ainsi que le « terreau » employé par les horticulteurs est très abondant non seulement en bactéries mais encore en champignons inférieurs : l'on ne peut songer à extraire et à cultiver ceux-ci, car ils forment de nombreuses espèces très

---

1. *Rev. Mycol.*, 1903, n° 100. p. 174.
2. Page 152 de la traduct. par L. Mangin, *Rev. mycol.*, oct. 1895, n° 68,

mélangées, ainsi que j'ai pu le constater au microscope lorsque j'ai voulu essayer d'en obtenir une culture d'hyphes pour les comparer à celles des plantes mycophytes que j'y avais fait développer. Plus spécialement, la terre de bruyère bien connue des jardiniers est une variété d humus où les débris d'Ericinées jouent un grand rôle ; ces plantes étaient très riches en endophytes, l'humus qui résulte de leur décomposition possède en abondance du mycelium de nature endophytique, comme je l'ai vérifié et comme il est facile de s'en rendre compte en examinant au microscope (à un grossissement assez faible d'ailleurs) une macération dans l'acide lactique de terreau du commerce ; Oudemans et Köning insistent aussi sur ce point (1) ; une partie des propriétés spéciales de ce compost tient évidemment à cet richesse en champignons propres à former des mycorhizes mais une autre partie de ses qualités doit aussi être rapportée à sa composition chimique.

Un autre mode de vie particulier, et qu'il convient de rapprocher du saprophytisme *lato sensu*, ou tout au moins de l'humicolisme, est la vie souterraine : en effet les plantes ou plantules souterraines n'ont pas de chlorophylle ou tout au moins elles n'assimilent pas le carbone gazeux atmosphérique, ce qui les met dans l'obligation de recourir à des substances carbonées organiques, c'est-à-dire de mener une vie de saprophyte (*lato sensu*) ; ces substances organiques peuvent être fournies par l humus ou bien par des végétaux vivants, que ce soient des plantes supérieures parasitées par les plantules souterraines dont je parle, ou bien des filaments mycéliens de mycorhizes. Et de fait, les plantes à développement souterrain — encore très mal connues, car le nombre doit en être beaucoup plus grand que celui des plantes que l'on a été étudiées jusqu'ici à ce point de vue — sont toutes plus ou

1. *Arch. néerland. des Sc. exact. et natur.*, 1902, p. 270.

moins saprophytes et infestées d'endophytes, si leur vie hypogée doit durer un peu longtemps et si les matières de réserve à consommer, la germination ne sont pas très abondantes. Un gland de chêne ou un haricot ont beaucoup d'hydrocarbones et d'aliments azotés dans leurs cotylédons, et d'autre part la plantule sort de terre et verdit de très bonne heure, devenant dès lors photo-assimilatrice de carbone : ces plantes aériennes n'auront donc nul besoin d'être nourries par voie saprophytique, *i. e.* en utilisant l'humus ou un mycelium ; aussi font elles partie de la catégorie des plantes non infestées à l'état jeune Tout au contraire, le *Neottia* non seulement est une plante sans chlorophylle et saprophytique à l'état adulte, mais de plus, fait extrêmement curieux et insoupçonné, il y a encore peu d'années, « elle se développe sous terre pendant plusieurs années avant de déployer ses fleurs hors du sol (1) » et même « certains pieds de *Neottia* fleurissent et fructifient sans sortir de terre, leurs graines germent dans les fruits mêmes où elles se sont formées ». (*ibid.*, pp. 39-40 et 55). De fait, on se demande à quoi pourrait servir la lumière à une plante qui, faute de pigment, est incapable d'en utiliser l'énergie pour synthétiser des hydro-carbones ; on ne voit même pas bien pourquoi un certain nombre de pieds finissent par sortir du sol ; il est bien probable que ce n'en est que le plus petit nombre, et que les *Neottia* sont des plantes beaucoup plus communes qu'on ne le croit, mais que la plupart restent sous terre, où, malgré les difficultés de la recherche on peut les trouver en grand nombre (Thèse Bernard, pp. 39, 53). La vie d'une plante dans ces conditions dure très longtemps, puisque Bernard évalue à une dizaine d'années la vie souterraine d'un *Neottia* avant la fructification. Si la plante développe sa hampe fleurie hors de terre, c'est seulement

1. N. Bernard, Thèse (*Rev. gén. de Bot.*, 1902), p. 36.

dans un sol extrêmement riche en humus (Thèse Bernard, pp. 55-56).

Au surplus, d'autres plantes, possédant même parfois plus ou moins de chlorophylle, sont dans le même cas : le *Limodorum abortivum* par exemple (thèse Bernard, p. 56), le *Monotropa Hypopitys* également (*ibid.*) ; le *Buxbaumia aphylla* mène aussi un certain temps une vie souterraine saprophytique, et il est infesté d'endophytes ; l'étude du développement des Pirolacées, si voisines des Monotropées, montrerait, je crois, la même chose ; les Orobanchées, si pauvres en chlorophylle et se nourrissant par voie parasitaire, tendraient aisément à avoir le même mode de vie souterraine, mais je n'ai pas observé d'Orobanche bien développée sous terre ; au surplus, ce n'est pas forcément dans l'humus qu'on les trouve, leur parasitisme complique la question et comme elles n'ont pas de mycorhizes, nous n'avons pas à nous en occuper ici. En retenant seulement les exemples cités par N. Bernard et le *Buxbaumia*, plantes souterraines, peu chlorophyllées ou pas du tout, humicoles, saprophytes et mycorhizées, nous pouvons déjà conclure sans difficulté que les plantes de ce type possèdent régulièrement des endophytes (les trois phanérogames cités sont même des matériaux de choix pour leur étude) en même temps que le mode de vie souterraine ; mais dans l'état actuel de nos connaissances, nous n'en avons que des exemples beaucoup trop peu nombreux pour conclure d'une façon très positive à un parallélisme absolu entre ces deux particularités.

Nous avons heureusement d'autres exemples de végétaux supérieurs menant une vie souterraine pendant assez longtemps : je veux parler des prothalles de Lycopodes. Le plus grand nombre au moins d'entre eux sont sans chlorophylle et régulièrement infestés par des endophytes très abondants. Ces prothalles souterrains et non assimilateurs, vivant dans le sol des forêts (plus ou moins humeux par conséquent), sont de tout point comparables,

selon moi, à de jeunes plantules de *Neottia* par exemple ; N. Bernard évoque également ce rapprochement dans sa thèse, pages 58 et 70-71. Quelques espèces possèdent d'ailleurs des prothalles épigées et verts, non saprophytes ni humicoles (1), et moins régulièrement pourvus d'endophytes (*Lycop. cernuum*, Treub). L'infestation de ces prothalles de Lycopodes a été trop bien étudiée par Treub, par Gœbel et par Bruchmann, pour que je puisse ajouter quelque chose à leurs observations. Même infestation normale chez les prothalles d'*Ophioglossum* et de *Botrychium*, qui présentent tant de particularités de tout ordre qui en font un groupe tout à fait spécial et aberrant, et se rattachant par certains côtés à des types très éloignés, comme les Orchidées, — fait depuis longtemps signalé par van Tieghem (2) avant N. Bernard ; je ne m'occuperai pas pour le moment de ce point, qui trouvera sa place plus loin ; nous n'avons ici qu'à parler du mode de vie des organes infestés ; et dans le cas des prothalles d'Ophioglossées, très voisins de ceux de Lycopodinées, nous avons normalement une infestation, comme Grevillius (3) puis Stahl (4) l'ont montré ; mais ici, où l'on se rapproche des Filicinées à prothalle vert et épigée, les conditions biologiques ne sont plus aussi typiques que chez les Lycopodes, et l'infestation endophytique n'est pas tout à fait absolue ; dans un travail récent, M. Perrin (5) estime que les prothalles d'Osmundacées mêmes peuvent être cultivés en milieu stérile, et il s'occupait de commencer à ce sujet une série d'expériences dont j'ignore d'ailleurs les résultats.

Il est donc bien certain qu'il existe une indéniable

---

1. Treub, *Annal. du jard. bot. de Buitenzorg*, t. VIII, p. 26.
2. *Ann. sc. nat.*, 5e sér. XIII, 1870.
3. *Flora*, 1895, pp. 445-453.
4. *Jahrb. für wiss. Bot.*, XXXIV, 1900. Atkinson (1893), Mettenius et Gœbel (1887) avaient déjà conclu à la constance de l'infestation.
5. Thèse de Paris, 1910.

relation entre l'infestation mycélienne d'une part, et, de l'autre, la vie souterraine humicole, sans chlorophylle ni réserves notables. Je ne m'occuperai que dans la seconde partie de ce chapitre, des autres prothalles (j'entends ceux qui sont verts et épigées) ; mais, dès maintenant, j'appelle l'attention sur ce fait — déjà rendu sensible en étudiant l'infestation des tiges au lieu des racines — que c'est la physiologie, les conditions biologiques qui dominent et règlent la mycorhization, par phénomène d'adaptation et non caractère anatomique et morphologique, de sorte qu'il est impossible de considérer comme un véritable organe ayant une valeur et une existence morphologiques la « mycorhize » de Frank. La preuve en est dans l'infestation de prothalles de cryptogames vasculaires, produits issus d'une spore et non d'un œuf comme les phanérogames à tige feuillue qui, eux, sont endophytés alors que leurs homologues, les cryptogames vasculaires à tige feuillue, ne le sont fort souvent pas (Lycopodes). Je reviendrai sur ce point à la fin de ce chapitre, en étudiant les caractères non plus végétatifs, mais reproducteurs.

Quant aux plantes dites « parasites » (puisque provisoirement nous admettons sans discussion que ce mode de vie est bien distinct du saprophytisme) elles ne sont pas, à beaucoup près, aussi souvent infestées que les saprophytes humicoles ; je n'ai trouvé de mycorhizes ni dans le *Viscum album*, ni dans les *Orobanche* (je n'ai pas vu de *Lathræa*, mais Guignard (1) confirme que cette plante est sans endophytes), ni dans *Cuscuta* (je n'ai pu, à vrai dire, examiner qu'un petit nombre d'espèces de ces deux genres, et sans pouvoir choisir différents degrés de développement), ni chez aucun *Rhinanthus*, ce qui confirme ce qu'en disent Stahl et Guignard, ni *Euphrasia* (je n'ai pas examiné

1. Guignard, C. R. Ac. Sc., 23 oct. 1905.

Bartsia). En revanche j'en ai trouvé une fois — assez peu— dans *Melampyrum pratense*. On sait combien est particulier ce singulier type de parasitisme plus ou moins authentique de plantes vertes et paraissant très bien organisées pour vivre autotrophiquement, que Decaisne (1), puis Gaston Bonnier (2) ont spécialement étudiées à ce point de vue. Je n'en parlerai donc pas pour le moment, puisque la discussion de la notion de parasitisme trouvera plus loin sa place. Le *Monotropa*, on le sait depuis la belle étude de Kamiensky (1882), possède des mycorhizes, et qui communiquent souvent avec celles des Pins ; mais il n'y a là que simple contiguïté mycosyndrydique : « Il n'est pas exact de considérer le *Monotropa* comme parasite.., cette plante se nourrit en saprophyte de l'humus des forêts. » (3) En somme, les plantes supérieures vraiment parasites et tout à fait sans moyens personnels d'alimentation carbonée par voie photosynthétique (car les importantes recherches de Laurent (4) montrent que la nutrition carbonique par voie organique plus ou moins complexe est de règle chez les végétaux même saprophytes et sans chlorophylle) sont plus rares qu'on ne le croit, et les plantes exotiques de ce type qu'on ait étudiées au point de vue des mycorhizes, sont trop peu nombreuses pour m'avoir fourni des renseignements utiles. M. Perrot (*op. cit.*) n'a malheureusement pas examiné les endophytes chez les Gentianacées exotiques franchement parasites (*Voyria Leiphaimos*). Chez les Orchidées épiphytes — qui sont d'ailleurs loin d'être de vrais parasites — les deux travaux de Jacob de Cordemoy que j'ai cités (5) montrent que le champignon, s'il paraît utile à la plante, est tout au moins facultatif. Le

---

1. *Sur le parasitisme du Rhinanthus* (*Ann. sc. natur.*, 3e série, t. VIII, p 5).
2. *Bull. scient. de la Fr. et de la Belg.*, 1893, p. 177.
3. Guignard, C. R. Ac. Sc. 23 oct. 1905.
4. *Rev. gén de botan.*, n° 181, 15 janv. 1904, p. 20.
5. C. R. Ac. Sc., 1904 et 1906.

travail de Janse sur les plantes javanaises (1) montre des mycorhizes chez plusieurs épiphytes ou saprophytes sans chlorophylle (*Lecanorchis javanica*), mais ne signale pas de véritables parasites. Je crois donc pouvoir conclure que les plantes appartenant bien nettement à cette dernière catégorie, n'ont que très exceptionnellement et facultativement des mycorhizes, encore faut-il s'assurer que ce n'est pas une simple transmission infectieuse de la part d'une autre plante superficiellement associée à elle et mycorhizée, comme l'a signalé Jacob de Cordemoy, une simple contamination exercée par le sol humeux très mycélisé comme je l'ai fait observer précédemment.

Un tel résultat n'est pas sans étonner si l'on se rappelle la fréquence et presque la constance du mycophytisme dans la vie saprophytique dont le parasitisme est, en somme, l'exagération ; il paraît surtout bien fait au premier abord pour donner raison à ceux qui voient une eusymbiose typique dans la mycorhization ; certaines plantes non autotrophes vivraient grâce à un champignon, d'autres également hétérotrophes, mais qui ont pu s'allier à une autre plante supérieure et photo-assimilatrice qui leur fournisse de la nourriture, n'ont pas de besoin de champignons, le rôle nourricier de ceux-ci étant tenu par les tissus parasités. Effectivement, la plante-hôtesse fournit à la plantule parasite des aliments qui rendent inutile pour celle-ci l'action surnuméraire eusymbiotique d'un champignon, et c'est pour cela qu'une jeune plantule fixée en parasite n'a généralement pas d'endophyte ; mais *chez l'adulte* il n'y a plus de raison de conserver cette notion d'équivalence et de parallélisme, puisqu'on voit des parasites pourvues cependant de chlorophylle, et que d'autre part les saprophytes sans chlorophylle (et par suite privées de la propriété d'assimiler le carbone par photosynthèse)

1. *Ann. jard. bot. Buitenzorg*, 1896.

n'ont aucune chance d'obtenir ce carbone par l'intermédiaire des endophytes, encore plus dépourvues qu'elles de pigment. Sans doute, les hyphes ont le pouvoir d'assimiler le carbone sous formes de composés du sol, mais toutes les plantes ont aussi ce même pouvoir (Laurent) ; à supposer qu'elles l'aient à un moins haut degré, il ne devrait alors y avoir que les plantes non vertes à être mycorhizées. Enfin, si une plante sans pigment et non parasite, un *Neottia* par exemple, est nourri par ses endophytes, pourquoi ne peut-il vivre que dans l'humus, dont la nature semi-organique doit lui être indifférente puisque c'est le mycélium qui est chargé de transformer les matières du sol en éléments organiques à l'usage de son mycophyte ? Bien des plantes à endophytes, d'ailleurs, ne sont aucunement saprophytes, et leur infestation est due soit à la contagion provoquée par celle de l'humus (contamination pure, dont a plante cherche à se débarrasser), soit à une cause plus reculée et que nous chercherons à mettre en évidence, mais où la question de nutrition carbonée n'entre pas en jeu ; car, que pourrait bien trouver, en résumé, la plante verte chez un champignon ? Elle absorbe le carbone par ses racines (Laurent) et surtout par ses feuilles ; si c'est des éléments azotés qu'elle cherche à se procurer en consommant le champignon (cette opinion a été soutenue par Frank, Marcuse, Shibata, et nous la discuterons dans la troisième partie, comment font les plantes de la même espèce qui sont indemnes et souvent plus prospères (Stahl), et comment se fait-il que certaines de ces plantes à endophytes possèdent aussi des micro-organismes fixateurs d'azote? De plus, d'où provient l'azote du champignon, sinon — en très grande majorité — de l'hôtesse dans laquelle il s'est accru, de sorte que « la plante ne fait que rentrer dans une faible partie des éléments qui lui ont été enlevés par le champignon » (1) ? Non : entre l'infes-

1. Gallaud, Thèse, p. 134.

tation mycorhizienne des plantes de toute catégorie et leur mode de vie, il y a souvent (mais pas régulièrement) coïncidence ou parallélisme, parfois dépendance, mais pour d'autres raisons qu'une eusymbiose nutritive ; le mode de vie de la plante *adulte* ne peut jamais être la cause ou le résultat de l'infestation.

A la question de la constitution du sol, et plus généralement de la nature du substratum, se rattachent encore quelques points jouant un rôle parmi les facteurs végétatifs ; la végétation de ce sol, par exemple, est un facteur qui se rapproche un peu de celui que constitue la présence de mycélium souterrain ou d'humus. Il est indiscutable que les plantes mycorhizées typiques (mettons à part, bien entendu, les espèces à localisation étroitement gouvernée par leur saprophytisme, leur humicolisme, leur besoin de calcaire, etc.) forment, avec certaines autres plantes bien déterminées, des plages de végétation qui sont presque des associations, bien qu'il n'y ait pas la moindre trace de relation parasitaire entre ces espèces. Ainsi — même en laissant de côté les groupements mycosyndrydiques comme l'ensemble *Pinus-Monotropa*, dont Kamiensky a pourtant démontré la quasi-indépendance, en tous cas le non-parasitisme ; ou encore les voisinages intimes d'arbres et de *Pirola* ou d'Orchidées, qui peuvent s'expliquer sans parasitisme ni mycosyndrydisme, simplement par l'humicolisme obligé de ces végétaux — on trouvera de curieux et constants groupements en compulsant les observations et les statistiques d'un botaniste remarquable par ses talents de chercheur et d'observateur : Lecocq. « Près des pieds distincts du *Botrychium Lunaria* existent des milliers de *Viola sudetica* et des touffes infinies de *Calluna vulgaris* (1). » Si l'on observe que la Fougère et la Bruyère en

1. Lecocq, *Études de géographie botanique*, t. IV, p. 60. — Voir aussi Warming (*Lehrb. Pflanzengeogr.*) et Royer (*Flore de la Côte-d'Or, passim*).

question sont des végétaux à mycorhization régulièrement constante, et que les endophytes sont très fréquents et bien développés dans le genre *Viola*, on conviendra qu'il y a dans cette réunion une convergence de besoins et de recherches de la part de ces plantes vers un terrain à mycélium susceptible de leur fournir des endophytes. Tous les botanistes expérimentés dans l'herborisation, savent qu'il y a des facies de végétation qui, de loin, leur prédisent à première vue des chances de trouver telle ou telle plante rare, *et toutes les plantes bien mycorhizées sont rares :* Ophioglossées, *Botrychium*, Lycopodes, *Monotropa*, Pirolacées, Orchidées même, etc., ne sont jamais bien abondantes, surtout si l'on tient compte des énormes facilités de multiplication, de reproduction et de dissémination que devraient leur donner le nombre et la légèreté de leurs graines ou spores, et leurs parties souterraines vivaces et bourgeonnantes. Pour moi, c'est même là le nœud de la question mycorhizienne, et nous allons l'étudier dans la deuxième partie de ce chapitre dès que nous en aurons fini avec les caractères végétatifs. Ces parterres caractéristiques à espèces rares se trouvent en effet réunir des plantes mycophytes, et le sol infesté permet au *Botrychium* et au *Neottia* de s'y établir : le flair spécial du botaniste herborisant est égalé par celui des plantes qu'il cherche.

Mais n'exagérons pas l'influence, d'ailleurs indéniable, du voisinage des espèces mycophytes et amies, sur la distribution des plantes : il faut mettre un peu à part, comme je l'ai dit, les alliances positives de plantes matériellement reliées entre elles par voie mycorhizienne (quand ce n'est pas par voie parasitaire pure et simple) : « Le *Melampyrum pratense*, loin d'avoir indifféremment pour hôtes un certain nombre d'espèces végétales... affectionnait particulièrement les espèces forestières à mycorhizes (1). » Il en est de même, on le sait, pour *Monotropa*.

1. L. Gautier, *Rev. gén. de botan.*, n° 230, 15 février 1908.

« Les bois de pins sont surtout mycorhizés quand le sol a des bruyères et des mousses » (1); or, on sait que les Éricinées sont essentiellement mycophytes (quant aux mousses, leur présence s'explique simplement parce qu'elles recherchent l'ombre et l'humidité des sous-bois). « Le *Goodyera repens* semble avoir besoin de la présence de Conifères pour végéter; il se trouve toujours dans les bois et sous les plantations de ces arbres (2). » Les *Pirola*, *Goodyera*, *Neottia*, recherchent-elles, en venant se mettre sous des arbres déterminés, l'union avec ces arbres mêmes (parasitisme), avec les mycorhizes de ceux-ci (mycosyndrydisme), avec l'humus qui existe toujours là (saprophytisme plus ou moins accentué, de type dit humicolisme), ou la simple présence de mycélium mycorhizant (« mycorhisme », mycophytisme)? Pour moi, ce sont ces deux derniers facteurs qui dominent dans la distribution des trois genres sylvicoles cités, qui sont toujours endophytés et de sol humique; mais on voit combien la question est, au fond, complexe, et quel tort — je ne le répèterai jamais trop — ont eu les observateurs qui ont attaqué l'étude du problème mycorhizien en commençant par l'étude des plantes semi-parasites ou non assimilatrices, ou de sol humeux infesté, pour en tirer des lois tout à fait générales (Drude, 1873). Quant à la question de l'union des champignons (souvent des Hyménomycètes supérieurs, et non de simples Mucédinées), nous ne pourrons l'étudier que dans la troisième partie, après avoir discuté la notion de parasitisme.

D'autres caractères du sol sont sa composition chimique inorganique — beaucoup de plantes sont trop directement sous la dépendance de la teneur du sol en calcaire, pour que ceci puisse beaucoup nous servir à évaluer l'influence de ce facteur sur la répartition des mycorhizes dans le

---

1. A. Acloque, *Cosmos*, n° 1137, 10 nov. 1906, p. 512.
2. Lecocq, *op. cit.*, t. IV, p. 86.

règne végétal. L'humidité du milieu devrait avoir une influence notable sur l'intensité de la circulation de l'eau dans la plante, qui est le pivot de la théorie hydro mycotrophique de Stahl. En fait, les plantes à endophytes constants et obligatoires ne sont pas particulièrement nombreuses en terrains secs, ce qui devrait être si ces plantes étaient, comme le dit Stahl, à faible courant d'eau. En parcourant la statistique établie par cet auteur (*loc. cit.*), on se rendra compte qu'elle comprend des plantes mycophytes de toutes stations : terrains secs (Éricinées), humiques (Pirolacées, Orchidées), plus ou moins humides (arbres, Renonculacées, *Parnassia*, *Polygala*, etc.); stations préservées de l'évaporation (bois, cours d'eau et marécages même) : *Ranunculus Flammula*, *Comarum palustre*, *Hydrocotyle*) ou montagneuses (*Phyteuma pauciflora*, *Homogyne alpina*, *Gentianæ* pluræ). Les plantes de sol humique dominent naturellement parmi les mycophytes obligatoires. — Mais il est vrai que l'humidité du sol est loin d'entrer seule en jeu, et qu'il faut tenir compte des surfaces d'absorption et d'évaporation de la plante; des racines abondamment fasciculées, des feuilles développées et à nombreux stomates, une grande surface, sont des caractères augmentant beaucoup le courant de la sève et la production de dextrines et d'amidons, mais non de sucres; toutes circonstances tendant à supprimer, d'après Stahl, la nécessité d'une alliance des racines avec des champignons, tandis que les plantes à racines peu divisées et sans poils nombreux Orchidées), à feuilles petites et pauvres en stomates (Éricinées), à revêtements pileux et cotonneux s'opposant à l'évaporation (Verbascées, *Gnaphalium*), ont une circulation lente, du sucre au lieu d'amidon dans leurs feuilles, et des racines mycorhizées. Il y aurait beaucoup à dire sur ces observations, qui forment un volumineux mémoire auquel je suis obligé de renvoyer le lecteur; bien des plantes classées comme « mycotrophes » ne le sont que facultativement (Verbascées, Labiées); d'autres ont

des feuilles à très faible pouvoir évaporant (Graminées) et n'ont pourtant point de mycorhizes régulières ni même un peu fréquentes; les prothalles de Polypodiacées, exemptes d'endophytes, font de leurs réserves des sucres et se développent dans une atmosphère à peu près saturée (1); enfin, il y a bien des exceptions, que Stahl énumère d'ailleurs loyalement, comme les Caryophyllées et les Crassulacées. Il indique comme toujours dépourvues de mycorhizes ces plantes à faible évaporation. J'ai observé des mycorhizes ectotrophes bien développées, mais n'envahissant les tissus que faiblement, chez *Umbilicus pendulinus*, que Stahl, il est vrai, ne cite point. Je considère d'ailleurs cette plante comme n'étant mycotrophe que de façon tout à fait facultative.

J'ai essayé de faire varier expérimentalement la circulation de la sève dans *Listera ovata*, en arrosant abondamment les racines d'un exemplaire dont la hampe et les feuilles étaient dans une cloche (à plancher de verre mastiqué autour de la perforation centrale) dont l'air était maintenu très sec, tandis que dans un second appareil il était maintenu saturé d'humidité, avec fort peu d'eau fournie aux racines. Malgré la robustesse relative de cette Orchidée, elle n'a pu résister beaucoup de jours à ce régime; une seconde épreuve conduite plus modérément a pu durer plus longtemps, mais ne m'a permis de formuler aucune conclusion précise. Il serait intéressant d'observer, sur un grand nombre de pieds, si une *Erica* ou *Calluna* de sous-bois sont beaucoup plus infestées que celles des landes sèches et découvertes. C'est là un travail peu compliqué sans doute, mais exigeant beaucoup de temps et de matériaux; je n'ai fait que l'esquisser, en Bretagne et à Paris, et sans l'avoir suffisamment poursuivi pour avoir pu obtenir des conclusions positives. En somme, la théorie de Stahl a du bon et

1. Perrin, thèse citée.

peut être vraie dans une certaine mesure ; mais elle subit bien des exceptions, et surtout elle ne me paraît pas *suffire* à expliquer de façon absolue et très générale les causes de la répartition des mycorhizes.

La consistance ligneuse ou herbacée des végétaux ne paraît guère avoir de rapports avec la constance ou l'absence du mycophytisme ; la plupart des plantes obligatoirement mycotrophes (Orchidées, Pirolacées, etc.) sont herbacées ; quelques-unes sont plus ou moins ligneuses (Éricinées, Lycopodiacées) ; presque toutes les plantes très ligneuses ou arborescentes ne sont mycorhizées que de façon irrégulière et facultative, par exemple tous les arbres de nos pays : un certain nombre seulement d'espèces tropicales (Janse, etc.) paraissent être régulièrement et obligatoirement pourvues de mycorhizes. Quant à la couleur ou à la symétrie des fleurs, à la phyllotaxie, à la ramification de la tige, etc., ces caractères extérieurs et très superficiels ne m'ont rien donné qui puisse fournir une indication sur le parallélisme de la mycorhization avec la présence de tel ou tel d'entre eux. De même le caractère dit « halophile » (plantes du bord de la mer ou des terrains salés) ne paraît aucunement coïncider avec une immunité ou une infestation ; j'ai repris à ce point de vue l'étude déjà citée de Stahl, pour vérifier l'influence que pouvait bien avoir la vie halophile sur le mycophytisme ; d'une manière générale, j'ai trouvé chez ces plantes les mycorhizes beaucoup plus rares que Stahl ne l'indiquait, mais je n'ai examiné que des échantillons recueillis en été, et par conséquent à peu près tous au même stade de développement ; j'en ai trouvé, comme il l'indique, chez *Plantago coronopus* (très irrégulier), *Convolvulus Soldanella*, *Psamma arenaria* (assez peu) ; Stahl en indique également chez *Pancratium maritimum*, *Cineraria maritima*, *Echinophora spinosa*, que je n'ai pas examinés. Il n'indique pas *Atriplex littoralis*, que j'ai trouvé mycorhizé,

Salicornia herbacea, où j'ai vu une seule mycorhize, *Hippophæ ramnoides*, souvent bien mycorhizé, mais fort irrégulièrement. Je n'ai jamais trouvé, en revanche, d'endophyte chez *Salsola Kali* (non cité par Stahl) ni *Cakile Serapionis* ; Stahl indique également comme toujours indemnes *Polygonum maritimum* et *Ammophila arundinacea*. On voit qu'il n'y a aucune règle générale à cet égard.

Les plantes dites carnivores, si elles avaient réellement le mode particulier de *nutrition* qu'on leur attribuait jadis, pourraient être intéressantes à étudier au point de vue du mycophytisme ; mais on sait aujourd'hui que leurs prétendues digestions ne sont qu'un accident bactério-diatasique de nul intérêt pour la biologie de la plante. L'unique *Népenthes* étudié par Janse, ne présentait pas d'endophytes. Enfin, la présence de produits de réserve ou de sécrétion, joue-t-elle dans certains cas un rôle à l'égard du mycophytisme ? La seule étude soignée qui ait été faite à ce point de vue, celle de Guignard sur l'émulsine (1), conclut qu'il n'y a aucune relation entre la mycorhization et la présence d'émulsine dans les racines.

Je dirai ici quelques mots des mycorhizes chez les plantes fossiles, d'après les récents travaux de l'école anglaise,—je n'ai pas fait de recherches personnelles sur ce point, qui se prête peu à l'expérimentation et à la comparaison. Je dirai plus loin (p. 126) que le mycélium décrit par Fritel et Viguier dans les racines d'un Equisetum, ne doit pas être assimilé à un endophyte. F.-E. Weiss (2) avait déjà observé des mycorhizes fossiles, décrites par lui sous la dénomination de *Mycorhizonium*. L'étude de ces formations a été reprise tout récemment par Osborn (3) chez *Amyelon radicans* Williamson, plante des Coal-

1. C. R Ac. Sc., 23 octobre 1905.

2. *A Mycorhiza from the lower Coal-Measures (Annals of Botany*, t. XVIII, 1904, p. 255).

3. T. G. B. Osborn, *the Lateral Roots of* Amyelon radicans Will, *and their Mycorhiza (Annals of Botany*, t. XXIII, oct. 1909, p 603-612 ; with 2 plates).

Measures voisine des *Cordaites* et des *Sphenophyllum*, dont on avait cru que c'était les racines (Williamson, 1874). Ces mycorhizes, telles que les décrit Osborn, se rapprocheraient de celles de *Thismia* étudiées par Percy Groom, surtout en ce que certaines cellules sont envahies et d'autres intactes ; l'auteur anglais y voit des Wirtzellen et des Verdauungszellen très nettes. Les racines présentent des tubercules et des déformations coralloïdes, l'infection y commence à 1 millimètre de la pointe et manque dans la « growing region ». Le diamètre des hyphes dans l écorce atteint 4 μ, et elles se dilatent par endroit jusqu'à 6 μ ; les cloisons sont absentes ou très rares. Les figures jointes au mémoire d'Osborn sont fort médiocres ; l'auteur paraît considérer ce champignon comme saprophyte. Oliver (1), quelques années plus tôt, tenait les champignons fossiles pour des parasites.

§ 2. — *Caractères reproducteurs*

Je comprends, par simple convention, dans la série des appareils reproducteurs, la présence ou l'absence des rhizomes, bulbes, tubercules et autres particularités faisant partie sans doute du système végétatif, mais dont le rôle est surtout d'aider à la multiplication asexuée de la plante, dont elles prolongent la durée pendant plusieurs années. Ceci dit, commençons, si l'on veut, par examiner l influence que peut avoir sur la mycorhization pour une plante le fait d'être annuelle ou bien vivace.

« La presque totalité des plantes vivaces, dit Noël Bernard (2), et le plus grand nombre des plantes arbores-

---

1. F. W. Oliver, *Studies in Fossil Fungi — New Phytologist*, t. II, 1903, p. 49). — Consulter également *Fungorum fossilium omnium Iconographia*, de Mescbinelli, 1902.
2. *Ann. sc. natur.*, 1909, p. 19.

centes, hébergent des champignons ; les plantes annuelles au contraire sont régulièrement indemnes. » Stahl (1) admet également, sauf une exception, que les plantes annuelles cultivées sont anamycophytes. Bernard s'empresse d'ajouter que cette loi est approximative et sujette à des exceptions ; il n'en cite aucune, mais il est facile d'en indiquer : nous en avons vu, par exemple, pour les arbres, qui ne sont qu'irrégulièrement et même rarement endophytés (jamais dans *Acer* et divers autres arbres cités par Stahl, p. 548) ainsi que beaucoup de Crucifères, Papilionacées, etc., bisannuelles ou vivaces, alors que dans les énumérations de Stahl, notamment, on trouvera des plantes annuelles mycorhizées (*Linum catharticum*, *usitatissimum*, *Gentiana tenella*, *nivalis*, *campestris*, etc.). Mais, à prendre les choses en gros, le parallélisme est très suffisamment constant pour nous permettre de reconnaître que les plantes à bulbe ou rhizome sont très souvent mycorhizées (toutes les mycophytes constantes et obligatoires dites de première catégorie, feront partie de ce groupe), et qu'en revanche celles qui n'ont d'autres moyens de reproduction ou de propagation que leurs graines ou leurs spores, et dont l'appareil végétatif ne dure que quelques mois en terre, ne sont presque jamais mycophytées de façon régulière.

On peut proposer trois explications de ce fait : — soit que l'envahissement d'une plantule par un champignon y crée par réaction (2) une déformation tubérisée, une sorte de mycocécidie (3) où s'accumuleraient des réserves, et dont l'existence permettrait à la plante de subsister plusieurs années : dans cette hypothèse, c'est la tubérisation (et la vivacité de la plante qui en découle) qui serait le résultat

---

1. *Loc. cit.*, p. 330.

2. Voir notamment à ce propos N. Bernard, *Mécanismes physiques d'act. parasit.* (*Bull. Soc. linn. de Caen*, 1903).

3. Ce mot a été créé par Vire (il ne s'occupait pas, bien entendu, des mycorhizes).

de l'infestation mycélienne, et non la cause de celle-ci. Sans aller aussi loin au point de vue évolutif, Bernard dans sa thèse (1902) tendait à adopter cette manière de voir, dont il s'est éloigné depuis, et que nous discuterons dans la troisième partie, dernier chapitre ; — soit que le séjour pluri-annuel des organes absorbants dans le sol infesté augmente les chances de pénétration des hyphes du substratum dans l'appareil végétatif, dont la contamination est évidemment rendue plus facile par cette longue station ; — soit enfin que la mycorhization corresponde (en tant que cause ou en tant qu'effet, cela sera discuté plus loin) non à la simple présence très prolongée des tissus dans le sol infesté, mais bien à l'impuissance plus ou moins marquée de la plante à se multiplier par voie sexuée. La deuxième hypothèse est la plus simple et la plus naturelle à l'esprit, et il n'est pas douteux qu'elle se réalise dans un bon nombre de cas, comme nous l'avons établi en parlant des arbres et autres mycophytes facultatifs ; mais l'étude de l'infestation des Orchidées vivaces nous a montré au contraire que dans la catégorie des plantes obligatoirement endophytées l'infestation, loin de se produire sur le tard, est précoce, tend à diminuer avec l'âge, et que dans les racines formées à la deuxième, troisième..... années, les mycorhizes deviennent rares : « on ne voit jamais d'infestation récente dans une portion âgée de racine » (1).

Dès les premières coupes que j'avais exécutées en commençant à entreprendre ce travail, j'avais été frappé du nombre de racines privées d'endophytes que je rencontrais, et je croyais d'abord à une faute de technique, persuadé sur la foi des auteurs que toutes les racines de toutes les Orchidées étaient bourrées de champignons. Bientôt, j'ai vu que cette immunité de beaucoup de racines était un fait reconnu par d'autres observateurs, et que ce n'était

---

1. N. Bernard, *Ann. sc. natur.*, 1909, p. 185.

point une exception ; je possède un bon nombre de préparations de racines d'Orchidées, par exemple, fixées et colorées *secundum artem*, et où l'on ne peut voir la moindre apparence d'endophytes, comme dans l'exemple que j'ai déjà cité du *Limodorum abortivum*, que l'on trouvera figuré à la fin de ce travail. Au surplus, ce fait a déjà été reconnu depuis longtemps par de très nombreux auteurs, dont je citerai quelques-uns un peu plus loin. Mais ils me paraissent ne pas avoir assez insisté sur cette irrégularité dans l'infestation des racines âgées de plantes même mycophytes ; leur immunité ne veut pas dire, en effet, que les Orchidées soient des plantes facultativement mycotrophes (on ne connaît effectivement que deux ou trois espèces qui paraissent être tout à fait indemnes et sans endophytes) (1), mais bien que cette immunité de certaines racines tient à ce que celles-ci ne datent pas de la jeunesse de la plantule, et appartiennent à la section de formation sympodiale de la plante, vivace et croissant par ses parties souterraines ; de même les racines adaptées, sous la forme de tubercules, à l'emmagasinement des réserves hydrocarbonées, sont, comme nous l'avons vu, à peu près toujours indemnes, malgré l'appât tentant de leurs matières nutritives, et cela d'une part parce que leur couche externe, sans rôle absorbant, est subérisée et rendue ainsi protectrice contre l'envahissement par les hyphes du sol ; d'autre part, parce que ce genre de racines ne se forme que sur plantes vivaces déjà adultes, c'est-à-dire parvenues à une période où elles ne cherchent plus qu'à éviter les mycorhizes qu'elles accueillaient jadis de façon si symbiotique. Parfois cette période commence bien avant la seconde année ; chez les Pirolacées, dont les jeunes plantules sont oujours très mycorhizées, Stahl (*loc. cit.*, p. 331) observe qu'après le printemps on ne trouve déjà plus constam-

1. Johow (1889) cite le *Wulschlœglia aphylla*, N. Bernard (1909) le *Bletilla hyacinthilla*.

ment d'endophytes dans les racines de la plante devenue adulte.

C'est ainsi qu'on peut expliquer cette indemnité des racines de plante adulte et vivace, qui depuis longtemps avait frappé nombre d'observateurs : « Les Ophrydées venant de tubercules peuvent s'affranchir de l'infection » (N. Bernard, thèse, p. 90 ; il en a observé deux cas). « L'infestation des racines chez le *Listera ovata* et l'*Epipactis latifolia* est irrégulière et relativement faible (1). » Remarquons, en passant, que l'auteur spécifie qu'il s'agit surtout de plantes *provenant de tubercules* : fait important, sur lequel j'insiste maintenant parce que la cause nous en apparaîtra plus loin. J'ai observé l'immunité chez un très grand nombre de racines et de plantes ; presque toutes les Orchidées que j'ai examinées, même le *Neottia* et le *Limodorum*, m'ont fourni au moins quelques racines indemnes. De même pour les Pirolacées. Chez les Éricinées et les Gentianacées, le nombre des racines sans endophytes constituait même la forte majorité des racines ; il n'y avait guère que les plus jeunes radicelles à être à peu près constamment mycorhizées. Je ne reviens pas sur ce que j'ai dit de l'irrégularité et de la rareté d'infestation des grosses racines chez les plantes (ligneuses notamment) facultativement mycotrophes ; mais pour ne parler que des Orchidées, Stahl (*loc. cit.*) estime à deux tiers le nombre des racines que l'on peut trouver sans mycorhizes chez ces plantes : Irmisch n'avait pas laissé prévoir, à beaucoup près, un tel résultat. Mais, bien entendu, il ne faut point s'exagérer cette immunité : il y a une forte proportion de racines mycorhizées, parce qu'il est tout naturel et assez fréquent que des racines peu subérisées, croissant dans un sol d'autant mieux infesté qu'une végétation mycotrophe et vivace y est installée depuis longtemps, se laissent à leur tour envahir par les hyphes

1. N. Bernard, *Ann. sc. nat.*, 1909, p. 83.

du sol ; la richesse des plantes d'humus en ectophytes et en endophytes, sur laquelle j'ai insisté plus haut, en est un exemple. Aussi, en fait, cela est commun chez les Orchidées, à peu près constant même pour le *Neottia*, qui est humicole et saprophyte à un degré exceptionnel ; j'ai d'ailleurs parlé plus haut des cas d'infestation continue et permanente. Mais si vraiment les exceptions à l'infestation peuvent atteindre chez les Orchidées arrivées au stade adulte, 66 0/0 comme le dit Stahl — et d'après mes observations, j'admettrais facilement une proportion plus élevée encore — nous sommes bien loin de l'infestation absolument constante et régulière des jeunes plantules ; évidemment, le champignon était indispensable à celles-ci, alors que chez l'adulte nous n'avons plus affaire qu'à un vulgaire envahissement mycélien irrégulier, facultatif et tardif, comme nous l'avons vu chez les arbres et les neuf dixièmes des dicotylédones à mycorhizes — bref chez les mycophytes facultatifs formant ce que nous avons appelé la deuxième catégorie. Quant à la vraie infestation constante et typique, elle est bien liée à la jeunesse de la plantule, et il en faut donc rechercher la cause dans les caractères de la germination et dans ceux mêmes de la semence. Occupons-nous donc de la reproduction sexuelle.

La sexualité de la plante est un caractère reproducteur qui ne nous apprendra rien ici ; j'ai fait d'assez nombreuses investigations comparatives chez des végétaux hermaphrodites, monoïques ou dioïques, comparant aussi chez ces derniers les racines des pieds mâles et celles des pieds femelles ; je n'ai obtenu, après réduction des observations, que des résultats tout à fait indécis, ce qui ne veut pas dire qu'il ne doive pas y avoir quelque relation entre la sexualité d'une plante et son mycophytisme ; mais je ne saurais le soutenir positivement. Il n'est pas facile de se procurer des racines de Noisetier, par exemple, à divers âges et en assez grand nombre pour bien étudier le degré

de constance de l'infestation chez cette plante monoïque ; chez *Mercurialis annua*, les mycorhizes m'ont paru rares ou fort irrégulières ; elles seraient un peu plus abondantes chez les sujets femelles ??... Mais j'ai trop critiqué les conclusions formulées d'après une statistique insuffisante, pour accorder la moindre valeur positive à cette observation très approximative et qui était plutôt une impression personnelle. J'avouerai donc ne pouvoir tirer aucune conclusion au sujet de l'influence de la sexualité de la plante sur son infestation.

L'étude des cryptogames à endophytes est beaucoup plus instructive. Ici, le fait pour une plante (choisie à un stade donné de son développement) de se reproduire par spore asexuée et non par un œuf à deux parents, ne paraît pas contribuer à rendre plus rares ou plus fréquentes les alliances mycophytiques, nouvelle preuve que ces associations ne sont aucunement assimilables à un tout morphologique. Mais nous y voyons apparaître avec plus de netteté que jamais l'influence de la toute jeune plantule sur l'infestation : chez les Cryptogames, le type des mycophytes régulièrement et constamment infestés sera les prothalles de Lycopodes, pour l'étude détaillée desquels je suis obligé de renvoyer aux beaux mémoires de Treub, de Bruchmann et de Gœbel (1). J'ai déjà dit que le caractère de la plupart de ces prothalles (exception faite pour celui de *Lycopodium cernuum*, par exemple) était d'être sans chlorophylle, à vie souterraine et fort longue (plusieurs années), et enfin leur forme en toupie « kreiselförmig » est plus le souvent celle d'une plantule d'Orchidée de même âge, ce que Treub a appelé « protocorme ». De telles ressemblances (ajoutez-y l'infestation endophytique précoce et très constante des tissus externes) avec les jeunes tubercules germinatifs en toupie si bien étudiés chez les Orchidées d'abord par Link, puis surtout par Fabre et par

1. V. ces noms à la Bibliographie.

Irmisch (1), sont assurément étonnantes et suggestives ; Noël Bernard (2), en particulier, a beaucoup et justement insisté sur ce point, qu'il traite d'ailleurs à un point de vue phylogénétique dont nous n'avons pas à nous occuper. Golenkin, Lang et Gallaud (3) rapprochent l'endophyte de ces prothalles de Lycopodes, de ceux des Hépatiques frondacées (4). Mais ce qui est encore fort intéressant, c'est que les *Lycopodes adultes ne sont pas infestés ;* ni Bruchmann, ni Janse, n'ont trouvé d'endophytes dans les racines des Lycopodes feuillus européens ou javanais, et je n'ai pas besoin de dire qu'il en a été de même pour moi ; Stahl signale une seule exception, le *Lyc. inundatum*, et une seule *Selaginella*, *S. spinosa*. Il est probable qu'on pourra en trouver quelques autres encore ; mais une telle rareté et une telle irrégularité dans la distribution des endophytes chez des plantes vivant en sol infesté et en relation avec un protocorme endophyté, ne démontrent-elles pas jusqu'à l'évidence que la plantule hypogée, issue de la spore (autrement dit, le prothalle), a besoin de mycorhizes, et que la plante définitive, nourrie par un protocorme bien approvisionné, puis elle-même feuillue et photo-assimilatrice une fois adulte, n'a plus besoin de ces endophytes? C'est encore bien plus net que pour les Orchidées, dont les graines sont comparables de tout point aux spores de Lycopode, ainsi que Burgeff (5) l'observe et le développe avec insistance, comme le protocorme du Lycopode est semblable au tubercule germinatif en toupie de l'Orchidée (6).

1. Voir ces noms à la Bibliographie.
2. *Rev. gén. de botan.*, 1902, p. 58. — *Ann. sc. natur. Bot.*, 1910, p. 16.
3. Gallaud, thèse, p. 61.
4. V. également pour le *Psilotum*, von Solms-Laubach, *Ann. jard. bot. Buitenzorg*, IV, 1884.
5. *Die Wurzelpilze der Orchid.*, 1909, p. 163-164.
6. Entre le prothalle et le Lycopode feuillu épigé, il y a formation d'œuf ; ce stade n'existe pas entre la plantule encore embryonnaire et le protocorme bourgeonné en jeune plante adolescente chez l'Orchidée. Mais peu importe, ici nous n'avons à considérer que l'état biologique du végétal, qu'il soit un gamétophyte ou un sporophyte.

Et il en sera à peu près de même pour les Ophioglossées (*Botrychium*, *Ophioglossum*), avec cette différence que ces Fougères présentent très généralement des mycorhizes même dans les racines des adultes feuillus, comme l'a signalé Rüssow (1) en 1872 ; van Tieghem avait déjà vu dès 1870 « plusieurs des assises de l'écorce externe [*Ophioglossum vulgatum*] remplies d'une masse jaunâtre ou brunâtre de protoplasma..., les cellules à contenu brun sont envahies par un mycélium parasite formé de filaments rameux » (2), et il compare justement cette infestation à celle des Orchidées, citant Schacht, Schleiden, Prillieux, etc. ; il signale des endophytes encore chez *Osmunda regalis* et plusieurs autres Fougères (mais non des Ophioglossées), l'infestation du *Botrychium Lunaria* étant signalée depuis 1857 par Hofmeister (3). Ce mycophytisme n'a qu'une importance très secondaire, et prouve simplement que ces plantes ne savent pas se soustraire sur le tard à l'infestation mycélienne. Mais l'essentiel est qu'ici, comme chez les Lycopodes, *le prothalle est toujours infesté ;* or « les prothalles des... Ophioglossées sont tubérisés et souvent vivaces... à l'état jeune ils ont la forme en toupie des plantules d'Orchidées » (4). Ajoutons qu'il est, comme le protocorme des Lycopodiacées et celui des Orchidées, souterrain, sans chlorophylle et à croissance très lente ; voir sur la germination et le prothalle de ces Ophioglossées, le mémoire cité de Hofmeister, celui (1870) de van Tieghem (pp. 110-111), et surtout les travaux récents de Lang (5) et de Campbell (6). Les rapprochements entre les Ophioglos-

---

1. *Mém. de l'Ac. imp. des Sc. de Saint-Pétersb.*, 1872, 7e série, t. XIX, p. 107-118.
2. *Ann. des Sc. natur. Bot.*, 5e série, t. XIII, 1870, p. 107, note.
3. *Mém. de l'Acad. roy. des sc. de Saxe*, t. V, 1857, p. 637. — V. aussi Grevillius, *Flora*, p. 445-453.
4. Bernard, *Ann. sc. nat.*, 1909, p. 16.
5. *Ann. of Botany*, XIII, 1899.
6. *Ibid.*, XX, 1906.

ées et les Orchidées sont d'ailleurs nombreux : par exemple, bien avant qu'on s'occupât de la mycorhization de ces deux groupes autant qu'on le fait aujourd'hui, van Tieghem signalait cette ressemblance commune dans son mémoire de 1870, et il en avait comparé les caractères non seulement à cause de leurs endophytes et de la vie souterraine du prothalle, mais encore à cause d'un type spécial d'orientation régulière des racines des stolons nouvellement formés (*loc. cit.*, p. 113 et travail de Prillieux y cité).

Si nous passons aux Cryptogames supérieurs (Eufilicinées, Equisétinées, Isoétées), nous trouvons encore souvent des endophytes dans les racines *de la plante feuillue adulte*, — je dis *souvent* seulement, c'est-à-dire irrégulièrement. Nous avons vu que van Tieghem (1870) en indique chez *Osmunda regalis*, mais Stahl considère cette Fougère comme indemne ; d'après Perrin, qui a commencé des expériences à ce sujet, des prothalles d'Osmundacées peuvent être cultivés en milieu stérile. Au surplus, nos Polypodiacées indigènes n'ont à peu près jamais de mycorhizes, nos Hydroptéridées non plus d'après Stahl. Gallaud, comme Kühn, a trouvé un endophyte « toujours présent, parfois très abondant » (1) dans *Angiopteris Durcilleana ;* d'ailleurs, chez les Eufilicinées exotiques, la plupart de sol humeux, le mycophytisme n'est pas rare (2) — exactement comme ce que nous avons vu pour les arbres ; pour moi, ces deux catégories de végétaux ligneux représentent au même degré l'hôte robuste, bien cuirassé et plutôt indifférent aux hyphes qui assaillent les racines quand celles-ci sont assez âgées pour ne plus avoir de méristème se divisant activement, ni la même vitalité et le même pouvoir réagissant que dans le tout jeune âge

1. Gallaud, Thèse 1904, p. 40.

2. Sur cinq cryptogames javanais, Janse en trouve deux non infestés (*Equisetum, Asplenium nidus*) ; une *Cyathœa* arborescente a en revanche des endophytes ainsi qu'*Ophioderma pendulum*.

la fréquence ou l'irrégularité de la mycorhization *non* précoce et produite par pure contamination par le sol infesté (tous les végétaux arborescents sont vivaces), est dans les deux cas sensiblement la même. Le *Marsiglia* et le *Pilularia* sont également indemnes d'après Stahl, l'*Isoetes lacustris* aussi d'après mes propres observations. Chez les Marattiacées, Kuhn (1) trouve des endophytes dans les radicelles de *Kaulfussia*, mais pas dans *Marattia*. Cette infestation est donc fort irrégulière, si facultative et si limitée aux plantes tropicales qu'elle n'est sans doute guère dûe qu'à la contamination par l'humus. Quant aux Equisétinées, tous les auteurs s'accordent à dire que leurs racines n'ont pas d'endophytes ; Sadebeck (2) décrit bien un champignon habitant les prothalles d'*Equisetum*, mais qui les tue rapidement : c'est simplement un pur parasite, appartenant d'ailleurs au genre *Pythium*. Un champignon filamenteux analogue (un *Completoria*) envahit aussi les prothalles d'Eufilicinées ; il ne saurait être question de mycorhizes au sujet de ces vulgaires et indiscutables parasites. Le mycélium signalé par Fritel et Viguier (3) dans une Prêle fossile (*Equisetum noviodunense*, n'a également aucun rapport avec un endophyte de type mycorhizien : sa position dans les lacunes aérifères de la tige le prouve suffisamment. Quant aux prothalles de tous ces cryptogames, aucun auteur (4) n'y signale d'infestation (de nature autre que parasitaire), et je n'y ai jamais trouvé d'endophytes.

Pourquoi donc cette différence entre les Cryptogames vasculaires supérieurs à infestation tardive et fort inconstante, et les Lycopodiacées-Psilotacées-Ophioglossées, si régulièrement infestées à l'état de prothalle, puis si indifférentes une fois nées de l'œuf et adultes ? C'est que

---

1. *Flora*, 1889, p. 421–497.
2. *Cohn's Beiträge*, 1875. Heft 2, p. 117.
3. *Rev. gén. Bot.*, 15 avril 1909, n° 244, p. 143–146.
4. Perrin, thèse citée.

les Eufilicinées, Équisétinées, etc., ont un prothalle vert, épigée, à croissance rapide, assimilant bien le carbone par sa surface qui est grande relativement à la masse des tissus, bref, parfaitement autotrophe, et qui n'a que faire d'un champignon : d'après Perrin (1), les réserves prothalliennes des Polypodiacées sont en plus grande quantité qu'il n'est nécessaire pour assurer le développement de la plantule feuillée. Tandis que la spore de Lycopode ou de *Botrychium* ne pourra, par ses propres moyens, engendrer sans le concours de la lumière et de la chlorophylle un prothalle beaucoup plus gros qu'elle, qui doit se développer sous terre, et pendant des années, sans être assimilateur : il lui faut des matériaux, que lui apportera du sol l'endophyte. Une fois le protocorme formé et devenu grand (il faut plusieurs années), riche en réserves, complètement adulte, alors l'œuf qui se produit dans une de ses archégones mûrira aisément aux dépens du prothalle-mère, et, une fois ses premières feuilles hors de terre, il saura parfaitement vivre seul, achevant de sucer le prothalle souterrain qui meurt ainsi que l'endophyte qui a servi de nourrice à l'un et, par son intermédiaire, à l'autre.

Les spores de Muscinées, tout comme celles d'Équisétinées et de Fougères, sont vertes et germent aisément même sur du sable humide — comparez l'abondance des Fougères ou des Mousses à la rareté des Lycopodes et des *Botrychium* ! et pourtant ces derniers genres sont vivaces et ont pour le moins autant de spores que les individus des deux sous-embranchements précédents — en un protonéma qui est également vert et épigée, c'est-à-dire se nourrissant fort bien par lui-même. Est-ce à dire que les Muscinées ne présenteront jamais d'endophytes ? Elles pourront en avoir assez souvent, comme il est naturel pour des plantes vivant fréquemment dans le sol plus ou moins humeux des sous-bois ; mais ce ne sera pas constant. Les Hépatiques sont celles qui se

1. Perrin. Thèse citée, (1910).

laissent le plus aisément envahir — cette infestation est souvent si nette, que dès 1843, Gottsche (1) l'observa chez *Preissia commutata ;* l'interprétation exacte n'en fut d'ailleurs donnée qu'en 1852 par Schacht (2) : « Un grand nombre d'Hépatiques renferment dans leurs tissus des champignons filamenteux » (3). « Le gamétophyte chez beaucoup de ces plantes [Hépatiques à thalle] héberge des champignons (4). » Mais il ne faut voir là qu'un mycophytisme facultatif, les exceptions à l'infestation étant fréquentes ainsi qu'il ressort des divergences et des contradictions des auteurs : Bohumil Nemec (5) a pensé que les Jungermanniacées seules et non les Marchantiacées (ou rarement), étaient pourvues d'endophytes ; Golenkin (6) a montré qu'il n'en était rien, et, depuis, certaines espèces où il n'avait pas trouvé de champignons *(Lunularia, Marchantia polymorpha)* ont été reconnues par Gallaud (7) comme infestées. Le *Monoclea* était également depuis longtemps (8) reconnu mycophyte. Stahl dans son travail classique de 1900, trouve des endophytes chez toutes les Jungermanniées sauf *J. bidentata ;* et Boh. Nèmec (9) trouve indemne *Lepidozia reptans. Zoöpsis* (Jungermanniacée acrogyne de Java) est « fréquemment » infesté, ainsi que diverses autres Hépatiques (10).

---

1. Je n'ai pu trouver le passage écrit à ce sujet par cet auteur, dont le nom seul est cité, sans indication de bibliographie, par ceux qui ont écrit sur les mycorhizes.

2. *Monatsber. der. Berl. Akad. der. Wiss.*, 1854.

3. Gallaud, Thèse, p. 59. — Voy aussi la note descriptive de Beauverie, C. R. Ac. Sc. 10 mars 1902, p. 616-618 (*Fegatella conica*).

4. N. Bernard, *Ann sc. nat.*, 1909, p. 15. — Voy. aussi Leitgeb, *Untersuch. über die Lebermoose*, 1881.

5. *Berichte der deutsch. botan. Ges.*, XVII, 1899, 311-317. — Et Stahl, *op. cit.* (1900).

6. *Flora*, 1902, XC, p. 209.

7. Thèse, p. 59.

8. *Botan. Zeitung.*, 1858.

9. *Botan. Centrabl.*, 1904, p. 253-268, 1 pl. — V. aussi du même auteur *Ber. der deutsch. bot. Ges.*, XVII, 1899.

10. Janse, *Ann. Jard. bot Buitenzorg*, XIV, 1896, p. 57. — Goebel, *ibid.*, IX, 1891.

Sarrauw dans sa thèse (1) énumère d'autre part un assez grand nombre de cas montrant la facilité indifférente et facultative de l'infestation chez les Hépatiques. Plus récemment encore, le même sujet a été repris par Garjeanne (2) et Peklo (3). Tous les auteurs qui ont eu la prudence de ne pas généraliser et systématiser hâtivement d'après leurs observations, sont d'accord pour reconnaître l'irrégularité et le peu de constance de cette infestation : « Je n'ai pas trouvé la symbiose des Marchantiacées ni celle des Jungermanniacées absolument constante dans toutes les stations (4). » « Dans une même station de *Pellia epiphylla*, tous les thalles ne sont pas infestés, et ceux qui le sont, le sont inégalement » (5) etc. On voit que l'envahissement mycélien de la plante est facultatif, et de fait Gallaud (*loc. cit.*) ajoute que l'on ne peut trouver entre les hépatiques infestées et les indemnes, des différences attribuables à l'infestation ou à l'immunité. Le *Pellia*, comme beaucoup d'Hépatiques (plantes de sous-bois non seulement humicoles, mais souvent corticicoles) étant une plante d'humus à tendance semi-saprophytique, il n'est guère douteux que son infestation, lorsqu'elle se produit, soit dûe à la contamination des rhizoïdes par l'humus ; cette conception se trouve appuyée par Cavers, qui parallélise l'infestation de la plante et la richesse du sol en humus (6).

Les Hépatiques sont donc à mycophytisme facultatif, envahies ou non selon les circonstances purement extérieures et accidentelles. Or leurs thalles étant bien verts

---

1. *Botanisk Tidsskrift*, XVIII, 1893, p. 156-162.
2. *Botan. Centrabl.*, XV, 1903.
3. *Einiges über die Mycorrh. bei der Muscin.* Prag, 1904, 21 p., 1 pl. et *Botan. Centrabl.*, XVI, 1704.
4. Sarrauw, *Rev. mycol.*, n° 100. 1903, p. 172, n. 2.
5. Gallaud, Thèse, 1904, p. 59.
6. *The new phytolog*, II, 1903, pp. 30-35.

et épigées, foliacés, à croissance rapide, issus d'une spore riche en chlorophylle et en matières de réserve, ont des caractères absolument opposés à ceux des prothalles de lycopodes ; ils sont autotrophes, et n'ont que faire de champignons leur servant de nourrices dans leur jeunesse. Toutefois, j'ai attribué plus haut une légère tendance au saprophytisme à beaucoup de ces végétaux vivant sur les arbres ou l'humus ; aussi ne serait-il pas impossible que pour quelques-uns la présence des champignons apportât quelque secours aux tout jeunes embryons formés par les spores, qui germeraient ainsi plus sûrement et en plus grand nombre : c'est là précisément une opinion récemment émise par Cavers à propos de *Fegatella conica* (1). Je ne m'occuperai pas des particularités anatomiques assez variables que présente l'endophyte au point de vue de sa pénétration dans le thalle, de ses rapports avec les rhizoïdes, etc. ; Gallaud les étudie dans sa thèse, pp. 59-62, et y discute les observations de Golenkin et de Garjeanne. La question de la sortie et des relations du champignon avec le sol, très discutée et étudiée par ces deux derniers auteurs (2), n'a pas non plus à nous retenir ici. Il nous suffira d'avoir constaté que les Hépatiques, plantes autotrophes mais de sol infesté, sont infestables ds façon aussi facultative que facile (3).

J'en dirai à peu près autant des Mousses, mais en ajoutant qu'elles sont beaucoup moins étudiées à ce point de vue. D'après mes observations personnelles, les rhizoïdes

---

1. *Annals of Botany*, XX, 1906.

2. Voir à la Bibliographie. Cf. également Beauverie, *C. R. Ac. Sc.*, 1902.

3 Je ne saurais donc admettre l'assimilation qu'établit Gallaud (thèse, p. 62) entre le prothalle des Lycopodes et le thalle des Hépatiques : de ces deux êtres, l'un est mycotrophe obligé, précoce et constant, l'autre n'est mycélisé qu'accessoirement et irrégulièrement ; leurs propriétés physiologiques sont donc absolument opposées. De plus, ils ne sont aucunement homologables au point de vue morphologique, l'un étant sporophyte et l'autre gamétophyte.

de la plante feuillée adulte ne sont que très rarement envahis, et de façon fort peu constante, cela va sans dire. Les documents statistiques (1) ne sont pas encore assez nombreux pour permettre d'affirmer que les Mousses sont plus réfractaires à l'infestation que les Hépatiques, mais c'est mon impression personnelle. Ce n'est, au surplus, qu'une question de nuance, car, dans un cas comme dans l'autre, nous sommes en présence d'un mycophytisme facultatif, accessoire et irrégulier. Toutefois, je ferai observer que cette moindre infestation des Mousses tient, selon moi, à ce que le protonéma étant ici filamenteux, possède, par rapport à la masse de ses tissus, une bien plus grande surface d'échange chlorophyllien que le thalle simplement foliacé d'une Hépatique (et à plus forte raison que le protocorme plus ou moins sphéroïdal et par suite à surface très réduite, d'un Lycopode) : le protonéma (auquel fait suite, d'une façon continue, la tige feuillée) est donc parfaitement autotrophe, et ceci suffit à expliquer que tant de Mousses ne soient ni corticicoles ni humicoles — c'est à ce dernier point qu'il faut sans doute attribuer la rareté de leur infestation. Les trop rares protonémas que j'ai pu examiner au microscope, ne présentaient pas d'endophytes ; mais il est bien probable que quelques-uns, vivant dans le sol humeux et contaminé des bois à pins, orchidées, bruyères, *Monotropa*, *Neottia*, *Pirola*, etc., peuvent assez souvent avoir leurs rhizoïdes infestés.

Une exception très intéressante et très démonstrative est à signaler ; c'est le curieux *Buxbaumia aphylla*, dont Peklo a signalé l'infestation constante et régulière. Cette mousse sans feuilles ni chlorophylle, saprophyte pure humicole ou arboricole, vivace, à longue vie souterraine, est, par tous ces points, comparable à une orchidée dégradée saprophyte, ou en voie de germination : Chodat

1. Cf. notamment Jaroslaw Peklo, *Bot. Centralbl.*, 1904.

et Lendner signalent le *Listera cordata* « de préférence dans l'humus des forêts... en société du *Buxbaumia aphylla* végétant sur les troncs pourris » (1). Cette vie saprophytique et en sol infesté suffirait à expliquer une infestation quasi-constante et obligatoire ; mais ce point devient encore bien plus net si l'on a égard au mode de développement particulier de cette plante, où le protonéma est souterrain, à croissance lente, sans chlorophylle ni réserves notables, et si peu développé ainsi que son bourgeon feuillé, qu'ici *le sporophyte égale le gamétophyte :* la plante adulte, elle-même inapte à assimiler par photosynthèse, n'a pour nourrice qu'un prothalle vraiment trop pauvre, et si l'on ajoute qu'elle est forcée de se maintenir (par sa durée pluriannuelle et le très petit nombre de ses spores) dans un sol très riche en hyphes, on comprendra la précocité et la constance de l'infestation ici : l'exception a confirmé la règle.

Arrivons aux Phanérogames, et voyons les caractères de la reproduction sexuelle et de la germination chez les mieux mycorhizés. Le groupe le plus caractéristique à cet égard est assurément celui des Orchidées. Or, on connaît le type très frappant des graines d'orchidées : très nombreuses et minuscules (quelques dixièmes de millimètre), elles comprennent un embryon tout à fait microscopique, indifférencié (ce n'est qu'une masse de quelques cellules), sans réserves appréciables autres que quelques gouttelettes d'huile et quelques albuminoïdes et hydrocarbones dissous ou figurés, mais ne produisant point d'albumen bien formé ou de cotylédons richement gonflés : « L'albumen disparaît de très bonne heure dans la jeune graine, ou ne s'y forme pas du tout ; l'embryon reste indifférencié, sans cotylédon ni radicule (2). » Enfin, cet embryon, absolument rudimentaire, est entouré par un

1. *Rev. mycol.*, n°., 77, p. 10.
2. N. Bernard, *Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 43.

test piriforme ou fusiforme plus ou moins incurvé, beaucoup plus grand et plus long que lui, dont l'aspect est rendu curieux par ses épaississements reliés entre eux en un réseau, ce qui donne à la graine un aspect réticulé caractéristique, graines à « mailles de filet », « Netzwerke-Testa ». Beer (1) en a décrit et figuré un très grand nombre, et tous les grands traités les décrivent d'ailleurs en détail (v. fig. 17, 18, 19, pl. II). Or, remarquons-le tout de suite, mais sans trop insister sur ce caractère un peu superficiel et peut-être de pure convergence, les Lycopodiacées présentent aussi des « Netzsporen » (Lüstner ; de même les Pirolacées, etc.

Au surplus, ce type de graines, nombreuses, très petites, à un seul tégument réticulé par des épaississements, et à embryon extraordinairement petit, indifférencié et pauvre en matières nutritives, n'est pas très rare dans la nature ; je n'entrerai pas dans beaucoup de détails sur la structure des graines, d'abord, parce qu'on en trouvera un grand nombre de décrites dans le *Pflanzenfamilien* d'Engler et Prantl et dans les mémoires spéciaux, ensuite parce qu'il est bien difficile et hasardeux d'estimer la « différenciation » et la « richesse » de l'embryon. D'autres exemples de ce genre de graines nous seront fournis par les Gentianacées. par exemple, dont Perrot (2) a fait une remarquable et minutieuse étude des graines : il donne celles-ci comme « petites, nombreuses...,à tégument crustacé, lisse ou bien avec des épaississements mamelonnés ou disposés en réseaux plus ou moins réguliers, qui parfois présentent l'aspect d'alvéoles » (p. 116). Celles de *Voyriella* sont « très petites, nombreuses, réticulées » (p. 259) ; chez

1. *Beitr. zur Biolog. und Morph. der Orchid.* Leipzig 1863 (Bernard, dans sa Bibliographie de 1909, indique à tort comme date 1853).

2. Perrot, *Anat. compar. des Gentianacées* (Thèse Paris), *Ann. Sc. nat.*, 1899.

Leiphaimos, « grandes, fusiformes, peu réticulées, avec un embryon à peine différencié et très peu d'albumen » (p. 260). Chez toutes les Leiphaimiées d'ailleurs, « le tégument s'étend latéralement en deux directions opposées : il en résulte deux longues cornes, qui ne contiennent qu'un très petit nombre de cellules d'albumen. L'embryon est à peine différencié, et, chez d'autres espèces voisines, l'albumen peut manquer » (p. 117). Il suffit de regarder les figures de ce mémoire, pour voir que ces graines sont à peu près identiques à celles des Orchidées.

Or Stahl « *considère cette famille comme étant, au point de vue de la question des mycorrhizes, aussi importante que la famille des Orchidées* » (1). Ceci est plus qu'une coïncidence, et même en mettant à part (chez les Gentianacées aussi bien que chez les Orchidées) les types saprophytes. Mais, dira-t-on, la graine du *Menyanthes* (2) a un albumen abondant d'après Perrot. Or précisément Stahl indique *Menyanthes* et *Limnanthemum* comme dépourvus de mycorhizes (p. 553). Le parallélisme est tellement absolu, qu'il vaudrait la peine que l'on étudiât les mycorhizes des diverses Gentianacées comme Wahrlich l'a fait pour les Orchidées, en comparant en même temps les graines de toutes ces plantes.

Les Burmanniacées, très voisines des Orchidées, ont des graines tout à fait semblables à celles-ci, et sont tout aussi constamment mycorhizées. Ces deux points sont si faciles à constater et si bien connus, que je n'insisterai pas. Je

---

1. Ferry, *Rev. mycol.*, 1903, n° 100, p. 177.

2. Perrot signale d'ailleurs les caractères spéciaux des Ményanthidées, qui sont chez les Gentianacées une famille à part. « On est étonné de ne trouver aucune espèce dont les caractères rappellent ceux des Gentianées proprement dites. » Enfin il fait une observation importante : « Les germinations des plantes de cette famille sont difficiles ; nous n'avons pu les obtenir que pour un petit nombre d'espèces ; les graines restent parfois dans le sol pendant deux années sans germer. » (Thèse citée, p. 201).

rappellerai seulement l'étude de Percy Groom sur le *Thismia Aseroe*.

Prenons un autre groupe de plantes à mycorhization endotrophe typique et quasi-constante : les Ericacées. Si nous étudions les graines dans l'excellent travail de Peltrisot (1), nous voyons qu'ici encore l'ovule est unitégumenté, et que la graine est très fréquemment à reticulum cellulosique formant des alvéoles ou ponctuations ; il faut le plus souvent faire des coupes pour voir l'embryon : quand le test permet de le voir par transparence, il apparaît extrêmement petit, souvent de moins de 1/10 de millimètre, dépassant rarement 1/5 de millimètre (1/3 de mm. chez *Erica*, *Loiseleuria*, 1/2 mm. chez *Calluna*, 1 mm. chez *Vaccinium*) ; il a généralement « la forme d'un cylindre à l'extrémité duquel les cotylédons sont plus ou moins différenciés. » Bien développés chez *Arbutus* où ils forment la moitié de la longueur totale, ils le sont moins chez *Andromeda*, *Rhododendrum*, *Gaulteria*, *Vaccinium*, et sont réduits à deux mamelons chez beaucoup de genres (*Loiseleuria*, etc.). Comme on le voit, l'embryon est un peu plus différencié que chez les Orchidées, et de plus il y a toujours plus ou moins d'albumen, notamment, d'après Hofmeister, dans *Vaccinium*, qui a déjà un embryon assez grand et à cotylédons bien formés : *or, précisément ce genre n'est pas toujours infesté*, et peut vivre en humus stérilisé d'après Stahl. On avouera que la correspondance est frappante.

La famille des Épacridées, si voisine des Éricinées, nous permettrait de faire les mêmes constatations. D'ailleurs, les familles très voisines (Monotropées, Pirolacées) étudiées d'ailleurs par Peltrisot en même temps que celles-ci, ont également de très petites graines à test réticulé enveloppant

---

1. Peltrisot, Recherches sur le développement et la structure des graines des Éricacées (Thèse Paris) *Ann. Sc. natur. Bot.*, 1904. 86 pages — Voir les figures 21, 22, pl. II, d'après cet auteur.

largement et lâchement un embryon minuscule, très peu différencié et fort pauvres en réserves (1) ; ce n'est, chez *Pirola*, qu'une simple masse piriforme absolument indifférenciée, d'un dixième de millimètre de long, et entourée d'un peu d'albumen seulement. La graine du *Monotropa*, un peu plus longue (1 mm. 5) a aussi, comme embryon, une masse tout à fait amorphe, d'une dizaine de cellules, et ne dépassant pas 1/2 millimètre ; un peu d'albumen l'accompagne. Or, ces deux genres sont essentiellement mycophytes: Drude et Kamiensky pour le *Monotropa*, Udalrich Kramar pour le *Pirola*, ont décrit des mycorhizes d'ailleurs très faciles à voir : elles sont si abondantes dans *Pirola rotundifolia*, que, d'une part, elles forment un épais manteau ectotrophique, et que, d'autre part, les filaments pénètrent dans les tissus à tel point que « le remplissage de la cellule se poursuit rapidement, de manière à ce que, dans un court délai, toute la capacité interne soit bourrée du champignon » (2) ; « l'intérieur de ces cellules corticales est tout-à-fait plein des filaments mycéliens d'un champignon, au point qu'on ne peut pas y trouver la moindre trace d'un contenu vivant et d'un noyau ». (*Ibid*, p. 10). Voir les fig. 10 et 11, pl. I). L'association de ces plantes avec les arbres de l'humus par l'intermédiaire d'hyphes communes aux deux mycorhizes (mycosyndrydisme), association si intime qu'elle a pu tromper Drude sur la nature exacte du mycelium, donne à ces plantes un mode de vie fort particulier, qui déforme un peu notre conception théorique du mycophyte pur à mycorhize endotrophe ; mais ce sont pourtant deux excellents exemples de mycophytes obligatoires, et la constance de l'infestation est aussi remarquable que la structure rudimentaire de la graine, représentée figures 23, 24, 25, pl. II.

---

1. 5 à 9 cellules chez *Monotropa*, 4 chez *Pirola*, une seule chez divers autres genres. (Pflanzenfamilien, *Pirolacæ*).

2. Ud. Kramar, *Bull. intern. de l'Acad. Sc. de Bohême*. Prague, t. VI, 1901, p. 12 (en allemand).

Une autre preuve de l'influence du parasitisme sur la mycorhization, nous est fourni par les Orobanchées : leurs graines nombreuses et très petites, à tégument réticulé enveloppant lâchement un embryon minuscule, sembleraient faire présager une infestation mycélienne très riche. Mais l'Orobanche est un parasite pur, et nous avons vu, dans la première partie de ce chapitre, que le parasitisme paraît aussi contraire à la mycorhization que le saprophytisme ou l'humicolisme lui sont favorables : c'est qu'en effet, si nous suivons le développement des jeunes Orobanchées, étudiées notamment par Caspary (1854), puis par L. Koch et enfin par Hovelacque (1), nous voyons que d'après ce dernier « au stade le plus jeune que j'aie pu observer, l'Orobanche déjà fixé sur sa nourrice, se montre comme une petite tache... » La plante issue de cette graine pourtant très pauvre, prospérera aisément sans champignon si dès le début de la germination elle est sur une plante vivante, qui la nourrira : et ceci nous donne la clef de l'exception fournie en matière de mycophytisme par les plantes parasites, nourries par l'hôtesse, et par conséquent pouvant se dispenser d'être mycotrophes puisqu'elles sont « phytotrophes », alors que les plantes autotrophes, les humicoles et même les saprophytes, si elles sont à graine petitcet pauvre en réserves, et à embryon rudimentaire et minuscule, auront besoin, lors de leur germination, du concours d'un champignon pour se nourrir. Mais il n'est pas douteux pour moi, que les graines d'Orobanches qui ne sont pas tombées en contact avec une plante-hôtesse appropriée, n'arrivent à germer qu'à condition d'être envahies par des hyphes, et la plantule mycorhizée ainsi produite doit se développer très longtemps sous terre, en attendant de trouver un phanérogame à envahir — faute de quoi elle finit sans doute par mourir : mais il

1. C. R. Ac. Sc., 26 sept. 1887.

n'est peut-être pas impossible qu'une Orobanche bien mycorhizée vivant dans l'humus des sous-bois, puisse vivre assez longtemps et peut-être même sortir de terre et fleurir (1), sans être encore parasite. Si la graine en germination ne trouve ni plante-hôtesse ni champignon, Hovelacque a constaté qu'elle produit des racines, mais meurt très rapidement. Chez les Cuscutacées, je n'ai trouvé aucune mycorhize ; et M. Mirande n'en signale pas non plus dans son mémoire sur cette famille.

Si nous nous élevons un peu jusqu'à des familles où les graines soient mieux formées, nous allons voir diminuer la constance et la précocité (c'est-à-dire la nécessité) de l'infestation mycélienne chez la plantule. Prenons le *Ficaria ranunculoïdes* : sa graine est encore bien primitive comme structure : « l'état rudimentaire de l'embryon est comparable à celui des embryons d'Ophrydées » (2), mais la présence d'albumen amylacé en quantité notable, est une supériorité qui donne à la plantule une plus grande facilité pour croître de façon autotrophique : aussi l'infestation des racines, même toutes jeunes, n'y est-elle pas absolument constante, et celle des racines de l'adulte n'est-elle que secondaire et facultative (Stahl la tenait même pour régulièrement inexistante), avec des régions indemnes (Bernard). On comprend néanmoins que la graine de Ficaire, bien pauvre pour germer seule, ne soit qu'un médiocre moyen de reproduction : « la Ficaire se multiplie généralement par tubercules ; toutefois, elle peut se reproduire par graines. » (Thèse Bernard, p. 33). « Les fleurs de la Ficaire sont généralement stériles » (Royer, *Flore de la Côte-d'Or*, I, p. 15).

La graine de beaucoup de Rosacées possède un embryon

---

1. « L'évolution épigée des Orobanches exige plusieurs années. » (Royer, *Fl. Côte-d'Or*, 1, 289). Remarquer cette convergence avec les Orchidées humicoles sans chlorophylle et plus ou moins saprophytes.
2. N. Bernard, Thèse (*Rev. génér. de Botan*, 1902), p. 33.

mieux différencié en général ; toutefois chez les Agrimoniées il reste petit, et chez *Amygdalus* et *Persica* il est même très petit et ne se différencie que très lentement : « Les phénomènes consécutifs à la fécondation sont d'une lenteur extrême surtout chez les Amygdalées ; une graine qui par sa taille paraît voisine de la maturité, ne contient encore qu'un embryon minuscule. » (1) Il y a toujours plus ou moins d'albumen (quoi qu'en aient dit les anciens auteurs), mais le plus souvent il ne comprend qu'une seule couche ; or l'assise digérante protéique n'est bien nette que chez « les Rosacées dont la graine renferme le plus d'albumen » et « ne se différencie que lorsque l'albumen est abondant » (2), ce qui revient à dire que dans la plupart des cas l'unique couche d'albumen n'est pas digérée du tout par l'embryon, qui se trouve ainsi aussi pauvre que celui d'une Orchidée ; d'ailleurs, même chez les graines plus riches, l'albumen n'est jamais complètement digéré, et l'auteur conclut que « en raison de son très faible développement, l'albumen ne peut jouer qu'un rôle insignifiant dans la nutrition de l'embryon au moment de son développement » (2). On ne s'étonnera pas, en présence de tels caractères, que les Rosacées présentent de nombreux et fréquents endophytes (3) : citons d'après Stahl, *Pirus*, *Rosæ* omnes, *Cratægus* (Sarrauw, Stahl), *Poterium*, *Sorbus*, *Prunus* (Frank), *Mespilus* (Sarrauw), *Fragaria* (Gallaud) ; toutefois dans ce dernier cas (*F. vesca*), Gallaud indique les racines comme infestées « assez rarement. » (Thèse p. 37) ; d'autre part Stahl considère (p. 548) comme régulièrement indemne *Rubus idæus*, lequel a précisément 5-6 assises d'albumen d'après Péchoutre, c'est-à-

1. Péchoutre, *Contrib. à l'étude du dével. de l'ovule et de la graine des Rosacées.* (Thèse Paris). *Ann. Sc. nat.*, Bot. 1902, pp. 1-160.
2. Id. *ibid.*, p. 137.
3. Consulter, en particulier, la récente étude de Vital Boulet (C. R. Ac. Sc. 9 mai 1910, pp. 1190-1192).

dire que son embryon est assez riche en réserves pour que la plantule germe de façon autotrophe ; nous savons d'ailleurs (cf. pp. 70, 118-120) que dans les plantes vivaces (à moins qu'elles ne se laissent contaminer par un long séjour dans un humus extrêmement infesté) les racines de formation tardive ne sont pas infectées souvent — ce qui s'explique, puisque l'endophyte n'est indispensable qu'à la toute jeune plantule issue de graine pauvre, de sorte que chez ces plantes obligatoirement mycotrophes il n'aura de présence constante que dans les premières jeunes racines.

A la suite des Rosacées viendraient — au point de vue que nous étudions — les plantes à graines nombreuses et petites, peu riches en réserves et à plantule encore minuscule, mais, à tout prendre, pouvant assez bien germer seules : les Violariées, Droséracées, Polygalées (1), beaucoup de Monocotylédones, sont dans ce cas, formant à ce point de vue une série progressive et continue, où les endophytes sont assez fréquents, mais non pas constants ; ce sont des plantes facultativement mycophytes. Les familles à petits achaines, dont les graines, peu nombreuses ou uniques, ont des embryons très bien formés (Composées, Labiées, Ombellifères), ne fournissent plus qu'un faible nombre d'exemples de mycophytes, et dont l'infestation est très irrégulière et inconstante, jamais précoce. Ici prend place une remarque d'une certaine importance : la différenciation anatomique de l'embryon et la quantité brute de matières de réserve de la graine, ne sont pas les seuls facteurs à considérer pour estimer le degré d'autotrophisme possible d'une plantule : la présence de chlorophylle, qui lui permet d'assimiler le carbone de l'air dès le début de la germination, est un adjuvant précieux, qui facilite et accélère le développement. Étudions, par exemple, les Jon-

1. « Les *Polygala* sont rebelles à la culture, on pourrait tout d'abord les accuser de parasitisme » (Rovet, *op. cit.*, I, p. 56).

cées (1) : graines et embryons sont minuscules et peu différenciés, puisque celui de *Juncus* n'a que 0 mm. 15 à 0 mm. 2, et « ne permet aucune séparation pouvant délimiter les organes différents » (Laurent, *loc. cit.*, p. 119); et pourtant ces graines germent très facilement, et la plantule atteint 1/3 de millimètre en quarante-huit heures, 1 centimètre en deux mois ; sans doute, ce développement n'est pas très rapide, mais celui d'une orchidée est plus lent encore. D'autre part, l'albumen, s'il est relativement abondant, n'a pu être d'un très grand secours, car son développement ne se fait que lentement et « se continue pendant des mois »; d'ailleurs, « la plante est constituée bien avant la résorption complète du cotylédon » (Laurent, p. 161). Il semblerait que ce type de germination fût bien celui d'un mycophyte : or, tous les auteurs déclarent de façon exceptionnellement unanime, que les Joncées et Cypéracées ne présentent jamais de mycorhizes, et cela même dans des terrains mycélisés, souligne Stahl. La germination de telles graines, dans de semblables conditions, paraîtrait presque impossible, sans la chlorophylle dont est pourvu l'embryon : « Dès le premier jour, il est complètement vert, ses cellules apparaissent remplies de leucites chlorophylliens (2). » On sait que les plantules de *Pinus* présentent le même phénomène, mais ici l'embryon est bien formé et les réserves abondantes; la germination autotrophique est donc tout à fait naturelle, et la mycorhization, comme nous l'avons vu, n'est qu'un accident accessoire, facultatif en principe sinon en fait, et causé par la contamination du sol très humeux infestant les racines adultes, dont les assises extérieures, composées en partie de cellules mortes, ne peuvent guère réagir. Nous avons vu, dans le chapitre II, qu'il en est d'ailleurs de même pour tous les arbres, dont

1. Cf. Laurent, *Recherches sur le dévelopt. des Joncées* (thèse Paris), *Ann. Sc. nat.*, 1904.
2. Laurent, *loc. cit.*, p. 158.

les graines sont bien constituées, riches en réserves, et germent vite et aisément.

Enfin, si nous considérons les familles dont les graines sont volumineuses, peu nombreuses, où la plantule est le mieux différenciée et à réserves si riches que l'homme les utilise pour l'alimentation, nous constatons que les endophytes ne s'y rencontrent que d'une façon rarissime et en quantité insignifiante : les Papilionacées, les Crucifères, les Graminées, malgré le nombre prodigieux d'espèces que comprennent ces trois familles, n'ont fourni à Stahl que quelques rares cas d'infestation : il l'indique comme non constante pour celles des Crucifères où il l'a observée (pp. 545-546); Schlicht a signalé des mycorhizes chez *Holcus lanatus*, *Festuca ovina* (*loc. cit.*, p. 487); les Papilionacées infestées sont plus nombreuses; mais il faut tout d'abord observer que cette infestation n'est jamais constante, comme je l'ai vérifié notamment sur *Ulex*, indiqué par Stahl comme mycophyte; puis, ici, la question se complique un peu par suite de l'existence très fréquente d'autres phytoorganismes inférieurs dans les racines et notamment les renflements à bacilles ou *fungi imperfecti* qui y fixent l'azote, et qui ont fort bien pu frayer la route à des hyphes de vraies mycorhizes, ou créer dans la racine des caractères d'adaptation spéciale facilitant l'envahissement des tissus par une autre catégorie de végétaux inférieurs (1). On peut faire la même observation pour les racines d'Eléagnées ou d'Aulnes, fréquemment mycorhizées chez l'adulte, où Brunchorst (2) en 1886 a observé un champignon, par lui dénommé *Frankia subtilis*, et que Frank compare — sans preuves et surtout sans précision — avec « le parasite des légumineuses » (3). Dans tous les

---

1. Stahl souligne même la coexistence de ces deux genres de productions chez *Trifolium*.
2. *Untersuch. an d. botan. Instit. Tubingen*, II, 1886.
3. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 1891.

cas, il reste indiscutable que les dernières familles que j'ai citées, ne connaissent le mycophytisme que de la façon la plus rare et la plus irrégulière, comme on s'en convaincra très aisément en parcourant les statistiques de Schlicht, de Stahl et de Gallaud : ce sont des plantes « anamycophytes ».

Si nous résumons toute cette deuxième partie, nous dégageons les conclusions suivantes : l'organe infesté est surtout la racine souterraine, mais il peut aussi être un rhizome, prothalle, feuille d'Hépatique, plus rarement tige ou racine aériennes. Il est donc quelconque, lié surtout à la proximité du sol ou du support (J. de Cordemoy), de sorte que nous pouvons, dès l'abord, soupçonner que c'est celui-ci qui l'infeste, et que la plupart du temps la plante ne fait que subir passivement cette contamination.

L'étude comparative faite à différents âges d'une plante infestée, nous révèle l'existence de deux types opposés d'infestation : ou bien celle-ci a lieu dès la plus extrême jeunesse, avant même le début de la germination ; et alors elle est absolument constante chez tous les exemplaires (Orchidées) ; de plus, l'étude cytologique montre aisément que ces racines, une fois adultes, combattent et digèrent le champignon (Magnus), dont les plus âgées finissent par être dépourvues. — Ou bien, l'embryon se montre indemne, et ce n'est que chez la jeune plante déjà plus ou moins grande, que l'infestation commence : dans ce cas, elle est inconstante, irrégulière suivant l'échantillon, le sol, etc., et le plus souvent l'importance qu'y prend le réseau ectotrophique, son caractère tardif, la nature humeuse du sol richement infesté, nous font assez juger que nous sommes en présence d'un simple cas de contamination facultative et quasi-accidentelle par l'extérieur.

L'étude du mode de vie de la plante-hôtesse, nous fait voir que le mycophytisme est surtout répandu chez les espèces humicoles et saprophytes ; mais la discussion des faits observés nous fera distinguer entre les causes pure-

ment extérieures d'infestation (humus riche en mycelium, relations ectotrophiques avec les arbres, ou mycosyndrydrisme), et les causes fondamentales et morphologiques ; dans celle-ci, il faudra encore tenir compte de diverses particularités, comme l'absence de chlorophylle ou la nature des substances nutritives (organiques, vivantes, etc.) mises à la disposition des racines : il sera très difficile de distinguer la *dépendance* et le *parallélisme* de ces facteurs complexes se gouvernant l'un l'autre, et de dégager le rapport de causalité. Le parasitisme, cette exagération du saprophytisme, marquera brusquement une quasi-suppression du phénomène mycorhizien : on pourrait déjà en conclure que la fixation sur une plante-hôtesse a tenu lieu de mycotrophisme, et que, par conséquent, ce dernier phénomène est essentiellement dépendant d'une question de nutrition, comme son parallélisme remarquable avec le saprophytisme nous le suggérait déjà ; mais cela ne suffit pas encore pour résoudre tout le problème. Les autres caractères végétatifs ne font que confirmer les résultats précédents (groupement des plantes mycophytes dans les mêmes terrains infestés, etc.), ou ne donnent pas de facteur bien net de répartition des endophytes : on peut tenir compte de l'hypothèse de Stahl sur le courant de sève dans la plante et la nature sucrée ou amylacée de ses réserves.

Le mode de reproduction mis en parallèle avec le degré de mycophytisme, nous indique d'abord une beaucoup plus grande fréquence pour ce dernier phénomène chez les plantes vivaces que chez les annuelles ; une partie de la cause en peut être attribuée à la facilité de contamination que donne un long séjour en terrain infesté ; mais comme les plantes à infestation constante et précoce puis disparaissant sur le tard, sont vivaces, nous pouvons admettre que c'est une pure question de reproduction qui est en jeu, et que le caractère d'être vivace (Orchidées), bulbifère (*Allium*), bourgeonnable (*Neottia*), marcottable (*Fragaria*),

bouturable, etc., est un moyen de suppléer à l'insuffisance germinative, de sorte que le mycophytisme dérive de ce dernier caractère, et n'est que *parallèle* à la pérennité de plante (et non *dépendant* d'elle). Nous arrivons ainsi à conduire notre statistique comparative à un point très limité: le pouvoir germinatif des semences et les caractères de la plantule.

En faisant porter notre étude sur ce dernier point, nous voyons que chez les Cryptogames les mycophytes précoces et régulièrement constants sont ceux qui germent lentement et difficilement, sous terre, sans chlorophylle, à faible surface absorbante par rapport à la masse des tissus (forme en toupie ou sphéroïdale), issus d'une spore pauvre (Ophioglossées, Lycopodinées, Psilotées). Chez les Phanérogames également, les types à endophytes sont les espèces à protocorme hypogée non assimilateur, issues de graines très pauvres en réserves, et à embryon rudimentaire : ces graines sont minuscules, très nombreuses, à test réticulé, provenant d'ovule unitégumenté. Au contraire, les plantes à mycophytisme tardif et irrégulier, sont à croissance rapide, vertes, autotrophes, et proviennent d'embryons bien différenciés (parfois verts), de graines assez grandes et riches en réserves. La correspondance entre le type de la graine et l'infestation est frappante. La germination des graines d'espèces parasites sur l'hôtesse, permet à la plantule de se développer aux dépens de tissus nourriciers : aussi ces parasites n'ont-elles pas de mycorhizes. Cette dernière remarque achève de nous permettre de formuler cette conclusion :

Le champignon mycorhizien est la nourrice de la PLANTULE *trop faible et trop pauvre : sa présence est inversement proportionnelle à la différenciation de l'embryon et à la richesse de la graine ou de la spore en réserves.*

TROISIÈME PARTIE

INFLUENCE ET MODE D'ACTION
DE L'ENDOPHYTE

CHAPITRE PREMIER

L'ENVAHISSEMENT DE LA PLANTE PAR LE CHAMPIGNON

Une graine très pauvre en réserves, et à embryon sans chlorophylle et peu différencié — comme celle des Orchidées — peut néanmoins arriver à germer de façon autotrophique, mais cette germination est toujours très lente, et, d'autre part, la plantule ne dépasse jamais un stade extrêmement peu avancé. On ne peut apprécier exactement cette germination qu'à la condition de faire en milieu aseptique des semis de graines dont on ait stérilisé la surface sans porter atteinte à leur faculté germinative (1) ;

1. Pour cela, le passage dans la flamme d'un brûleur doit être rapide, et quelques points (micropyle) échappent à l'action de la chaleur ; aussi, Laurent (*Rev. gén. de Bot.*, février 1904) recommande-t-il un passage dans une solution de sublimé à 2/1000, en ne le faisant pas durer trop longtemps. N. Bernard (*Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 182) opère sur des fruits entiers, dont il flambe l'extérieur mouillé d'alcool, puisqu'il ouvre avec un scalpel flambé et qu'il vide dans un tube à culture stérilisé. Cette méthode, qui laisse plusieurs chances d'infestation, est délicate, et exige beaucoup d'habitude pour réussir ; heureusement, il est aisé de voir, au bout de quelques jours ou de quelques semaines, si des microorganismes ont envahi ou non la culture.

cette technique est relativement récente, aussi, ne citerai-je aucun travail avant ceux de Gallaud, de N. Bernard et de Burgeff. Bernard (1) a semé aseptiquement des graines de *Cypripedium* et de *Cattleya* sur des milieux organiques ; il faut une quinzaine de jours pour pouvoir constater un léger développement, qui met trois ou quatre mois pour atteindre 5 millimètres, alors qu'au milieu d'une culture d'endophytes, les plantules grandissent de 4 millimètres en trente-sept jours.

Non seulement les plantules indemnes ne se développent que fort lentement, mais elles ne vont jamais bien loin : « en semis aseptiques, ces graines... présentent un début de développement, verdissant, différenciant des stomates, mais ne forment jamais de poils et meurent au bout de quelques mois » (2). J'ai obtenu des germinations tout aussi insignifiantes avec des graines d'*Orchis montana*, de *Listera ovata* et d'*Aceras anthropophora* (le *Loroglossum* n'a pas pu réussir) sur de l'agar-agar ou du coton imprégné d'une solution de mannite à 1/2 0/0. Enfin Burgeff observe la même chose avec des graines d'Orchidées épiphytes, et celles qui sont plus ou moins pourvues de chlorophylle, tout en n'ayant qu'un faible pouvoir germinatif, arrivent à donner des plantules sans champignons : « Manche Gattungen, wie *Cattleya* und *Lælia*, keimen sofort und werden erst als junge Pflänzschen vom Pilze abhängig » (3) ; on se rappelle d'ailleurs que cet auteur indique le Cattleyées comme assez réfractaires au mycophytisme. Mais en opérant avec des graines d'*Epidendrum*, il n'a même pas obtenu un tel résultat : « Pilzfreie Kulturen ergrünten überhaupt nicht ; die Samen blieben unverändert » (4). En semant aseptiquement des graines de *Lælio* × *Cattleya*, il

1. C. R. Ac. Sc., 21 sept., 1903, p. 483-485.
2. Bernard, *C. R. Ac. Sc.*, 8 mai 1905, pp. 1272-1273.
3. H. Burgeff, *Die Wurzelpilze der Orchideen*, Jena 1909, p. 164.
4. Burgeff, *op cit.*, p. 63.

obtint quelques papilles et poils, mais ni feuilles ni racines : et, au bout de six mois, le diamètre de la plantule dans les meilleurs cas atteint tout au plus 1/2 millimètre (p. 77). Lui aussi observe, comme Bernard, une très grande différence lorsqu'on emploie un substratum ensemencé de champignons *ad hoc :* les mêmes plantules une fois infestées, ont 1 millimètre à 1 mm. 3 au bout de trois mois, avec nombreux poils, « ein igelartiges Aussehen », et le mois suivant une feuille apparaît (p. 78) ; si l'on s'adresse à des graines sortant du fruit, celles d'*Epidendrum* qui « restaient sans changement » en culture aseptique, une fois mises en contact avec un endophyte du type voulu (*Orcheomyces psychodis* pour Burgeff), verdissent et s'accroissent dès l'infestation (p. 64). L'influence du champignon est donc évidente.

A quel moment pénètre celui-ci dans la plantule ? Bernard et Burgeff nous montrent que l'embryon peut attendre quelque temps, et qu'au bout de trois ou quatre mois la minuscule plantule, à peine un peu verdie, mais sans poils ni feuille, peut encore se développer si on lui fournit le champignon ; mais c'est là une limite : Burgeff a étudié, de façon très soigneuse semble-t il (pp. 70-73), l'évolution des matières de réserve de l'embryon, dont une partie de l'huile se transformerait en amidon (p. 72 ; or il spécifie que c'est tout juste au moment où la plante va commencer à verdir, que les réserves tirent à leur fin, ce qui n'a rien d'étonnant, puisque voilà trois ou quatre mois que la plantule vit sur ce presque seul fonds (et l'on comprend qu'avec un régime aussi maigre, sans poils absorbants ni pigment photo-assimilateur appréciable, elle ne soit arrivée qu'à 1/3 de millimètre, en 4 mois [p. 73]) : si le champignon, riche en eau, en sels, en sucres, passablement pourvu en azote et en carbone, ne vient pas — à ce moment au plus tard — au secours de la plantule, c'en est fait de celle-ci. Mais d'ordinaire l'infestation est beaucoup plus précoce : pour les Orchidées, la règle est qu'elle

se fasse avant même que l'embryon se soit dépouillé de son test (voyez les figures de Bernard, pl. II, fig. 10 de la thèse, et de Burgeff, fig. 8), en tout cas avant qu'il se soit différencié le moins du monde en protocorme ou même en cône ou toupie. Je renvoie aux mémoires de Bernard et de Burgeff pour les descriptions de ces stades d'infestation. Le point d'invasion paraît être toujours le suspenseur ; Burgeff et Bernard, dont il est indispensable de lire les mémoires pour connaître en détail l'infestation et ses stades, l'établissent fort minutieusement. J'emprunte à Burgeff les fig. 14 et 15 de la Pl. II. Si l'invasion ne se produit que sur un début de plantule déjà constituée sans endophytes, elle a lieu par les « papilles » assez peu différéciées qui servent à celle-ci de suçoirs ou de crampons. Les hyphes introduites dans la plantule, qui évolue en protocorme, y prospèrent comme le fait de son côté la plante-hôtesse elle-même, qui grandit, verdit, différencie racines et feuilles : elle a franchi le stade critique, et semble bien posséder à présent tous les moyens d'existence autotrophe ; aussi le champignon devenu désormais inutile, va-t-il à présent, comme l'on dit vulgairement, « en voir de dures ». Mais n'anticipons pas.

Il serait très intéressant de faire les mêmes observations sur d'autres graines pauvres à embryon rudimentaire (Burmanniacées, Gentianacées, Ericinées, Pirolacées, Orobanchées); malheureusement, ces expériences de cultures en milieux stériles sont fort délicates (il y a si peu d'années qu'on les réussit!), et pour faire des cultures comparatives avec champignons, il faut avoir pu isoler celui-ci, ce qui est encore, plus aléatoire ; de plus, les plus récents travaux de ces dernières années n'ont précisément porté que sur les Orchidées.

J'ai pourtant essayé, sur les conseils de M. Gaston Bonnier, de réaliser une série d'expériences portant sur des familles à graines pauvres, et analogues à celles qu'ont faites Noël Bernard et Hans Burgeff sur les Orchidées.

Je n'ai fait jusqu'ici porter ces essais que sur des représentants des Gentianées, des Pirolacées et des Éricinées — les Lycopodes, les Burmanniacées, les Épacridées, etc. seraient aussi à expérimenter. J'avouerai tout de suite que ces expériences ne m'ont pas donné de résultats parfaitement nets et qu'elles ont marché assez irrégulièrement parfois : leur réussite exige, comme je le disais un peu plus haut, une habileté pratique qui ne s'acquiert qu'au bout de très longs essais : Noël Bernard a mis dix ans à parvenir à coup sûr au résultat cherché, et même en suivant sa technique, il faut un apprentissage dont la durée n'a peut-être pas encore été assez longue pour moi — pour qui ces expériences ne constituaient qu'une partie assez restreinte du présent travail. De plus, le spectacle des erreurs et des contradictions obtenues d'abord, puis peu à peu reconnues par les précédents expérimentateurs, me mettait en défiance, par anticipation, contre les résultats que j'obtiendrais : un insuccès dans la germination peut, en effet, provenir de bien des causes, et il est difficile de l'attribuer exactement à une seule raison envisagée dans la théorie que l'on cherchait à vérifier. D'autre part, combien d'expérimentateurs, depuis dix ans, ont cru obtenir des germinations aseptiques, puis ont reconnu que les plantules obtenues étaient mycélisées, soit par accident, soit par défaut de technique, soit par infestation déjà opérée sur l'embryon ! Quoiqu'il en soit, et pour exposer ici mes travaux sans faire grand état de ce qu'ils m'ont donné, voici ce que j'ai obtenu au cours de ces expériences :

I. — Essais de germinations de graines en milieux privés de champignons

A) Orchidées. — *Orchis militaris :* sur un coton imbibé de mannite en solution à 1/2 0/0 : très lent progrès en un tubercule de moins de 1 millimètre ; au bout de trente-

quatre jours, déformation et flétrissement sans avoir verdi. — Sur coton imbibé de coton de salep ; à peu près semblable, mort au bout de quarante à quarante-deux jours.

Goodyera repens : évolution plus rapide, mais s'arrêtant beaucoup plus tôt : croissance cessant au bout d'une dizaine de jours (sur les deux milieux de culture).

Neottia Nidus-avis : rien au bout de plus de trois mois.

Listera ovata : sur coton avec solution de mannite, développement assez lent, mais régulier, donnant un petit protocorme tuberculeux dépassant 2 millimètres au bout d'un mois à six semaines. Commence à dépérir à partir de deux mois. Nul verdissement, ni aucun stade plus avancé. Résultats moins nets sur coton au salep.

Orchis Pyramidalis : tubercule très petit et croissant très lentement, sensiblement comme *O. militaris:* n'a pu atteindre six semaines sans périr.

B) Orobanchées. — *Orobanche Teucrii :* envahi par des moisissures.

O. Rapum : Rien au bout de soixante-douze jours.

C) Monotropées. — *Monotropa Hypopitys :* sur coton imbibé de mannite, production d'un tubercule mal différencié, ayant 2 millimètres en trois semaines ; vu au microscope, il se montrait envahi et nécrosé par des microphytes inférieurs. De nouveaux essais faits avec toutes les précautions possibles pour éviter l'envahissement, n'ont amené aucune modification des graines.

D) Gentianées. — *Erythrea Centaurium :* les graines ont germé lentement sur mannite, plus rapidement sur salep ; l'embryon était massif mais sans verdissement ; au bout de vingt-six jours il mourait sans être envahi par les bactéries ; il présentait les caractères d'une très jeune plantule de dicotylédone, mais se différenciant mal : divers

essais de culture ont toujours amené la mort entre quatorze et vingt-huit jours. Des essais de repiquage en tubes plus grands ou en terre ne l'ont pas aidé à survivre ; toutefois j'en ai pu conserver un peu plus longtemps à l'air libre (vingt-neuf, trente-et-un, trente-six jours) : mais ces plantules ont toujours fini par mourir peu différenciées, envahies et nécrosées dans leurs tissus par des microphytes. Il est pourtant probable que l'on doit obtenir des germinations à l'air libre, et que ce n'est pas impossible en tubes.

Chlora perfoliata : développement très lent (rien sur mannite) en embryon dépérissant au bout d'un mois. D'autres essais n'ont amené qu'une évolution insignifiante.

Gentiana Pneumonanthe : envahi par des maissisures.

E) Pirolacées. — *Pirola rotundifolia :* Développement assez lent et régulier, s'est brusquement arrêté au bout d'une vingtaine de jours. L'embryon était massif, non vert, peu différencié. Les essais sur cette plante seraient à reprendre, en variant les milieux et avec essais de repiquage.

Pirola minor : Embryon plus petit (1 à 2 millimètres, arrêté avant le seizième jour son développement.

F) Ericinées. — *Erica cinerea, E. vagans, Calluna vulgaris :* Les graines de ces trois plantes n'ont montré aucun changement au bout de deux mois.

Les essais de germination aseptique des graines du type plus haut défini n'ont donc donné aucun résultat ; mais ce n'est pas là une preuve bien valable de leur impuissance à germer ; des essais très nombreux et spécialement poursuivis pendant très longtemps aboutiraient peut-être à des réussites dans certains cas. Il faudrait surtout tenter ensuite des semis — ou des repiquages de très jeunes plantules aseptiques — en milieux préalablement infestés de champignons de nature endophytique. Malheureusement l'isole-

ment de ceux-ci est encore si incertain, si mal connu et si discuté, même pour les rares spécialistes qui pensent avoir réussi dans ces derniers temps (N. Bernard, A. Cotton, H. Burgeff), que l'expérience est peut-être encore prématurée. Je l'ai tentée par acquit de conscience et sans grande conviction ; j'ai fait des semis soit sur des tranches (coupées aseptiquement) de larges racines infestées, principalement de *Limodorum* ; soit sur des tubes ensemencés de divers mycelia, soit fournis par des fragments de racines d'espèces correspondant aux graines essayées, soit par des espèces variées de champignons saprophytes connus. Je n'entrerai pas dans le détail de ces essais assez peu développés d'ailleurs : ils se résument tous en ceci, qu'ils ont échoué par étouffement dû au développement du mycelium, ou par incapacité germinative de la graine. Ces expériences demanderaient plusieurs années d'essais spécialement consacrés à ce but, comme l'a fait N. Bernard pour les Orchidées.

Les spores de lycopodes, sans chlorophylle et donnant une plantule rudimentaire (prothalle en toupie, souterrain, sans réserves ni chlorophylle, à croissance très lente), sont évidemment à ranger dans la même catégorie.

Si, au contraire, c'est une graine riche et à embryon bien différencié que nous observons, nous obtenons à coup sûr, et en quelques jours, de magnifiques germinations ; on sait que celles de graminées et de légumineuses sont extrêmement faciles et régulières, le milieu fût-il stérilisé et même dépourvu de matières nutritives (sable mouillé) ; l'embryon a tout ce qu'il lui faut dans ses cotylédons, son albumen ou son périsperme, pour grandir jusqu'à ce qu'il ait (ce qui ne tarde pas) chlorophylle et racines qui lui permettront de vivre autotrophiquement. Au fond, une plantule en voie de germination est toujours saprophyte ou parasite ; en s'allongeant hors de sa graine, elle se repaît ou bien de ses propres réserves organiques, qu'elle digère par son assise protéique, ou bien de celles d'une plante voisine, si elle-même n'en

a point ; cette plante-nourrice sera un phanérogame (hôtesses des Orobanches) ou un simple champignon inférieur (endophyte des Orchidées) ; il va de soi que la jeune plantule pourra y prendre simplement des matières nutritives encore brutes, sans dommage appréciable pour la nourrice, ou vivre des tissus de celle-ci ; aussi, doit-on définir « sapro-parasite » la vie de la plantule. De plus, je laisse supposer ici que l'on a affaire à un simple phénomène de digestion, c'est-à-dire à une absorption de matériaux externes pondérables ; mais nous verrons au chapitre III que la nature des relations mycophytiques peut être, et c'est même assez probable, d'une autre nature. Chez les graines riches et à embryon perfectionné, celui-ci se nourrit « par les moyens du bord », et des hyphes microscopiques et de masse insignifiante par rapport à la sienne, ne peuvent lui être d'aucun secours, au contraire ; tandis que leur masse et leur contenu sont fort appréciables pour le minuscule et rudimentaire amas de cellules qu'est un embryon d'Orchidée. Nous avons vu que certaines semences à germination facile, comme les graines de Joncées et les spores de Mousses, malgré leur faible dimension et leur pauvreté en réserves figurées et pondérables, sont à ranger dans la même catégorie, parce qu'elles ont de la chlorophylle, ce qui leur permet de vivre autotrophiquement dès le début de leur germination. L'intrusion d'un mycelium chez une plantule supérieurement constituée et approvisionnée, n'aura donc aucune raison pour se produire de façon précoce, et ce n'est pas la plante qui paraît la désirer ; déjà nous voyons là un véritable cas de parasitisme. Nous discuterons cette idée dans les deux chapitres suivants.

Quant aux points d'entrée du mycelium dans les racines déjà bien développées de plantes âgées de plusieurs mois, les auteurs, comme nous l'avons vu dans la première partie, ont beaucoup discuté sur la localisation de ces points d'entrée ; j'avoue ne trouver à cette question qu'un intérêt

très secondaire et purement descriptif ; les détails doivent varier suivant la plante-hôtesse, le type de champignon, l'âge, etc. J'ai cité dans la deuxième partie, chapitre premier, pages 56-57, les principales observations à ce sujet. Burgeff (*op. cit.*, p. 123) a établi une assez curieuse statistique de la répartition des hyphes dans les poils suivant la région de la racine adulte, mais il s'agit des régions de sortie des hyphes pour aller communiquer avec l'extérieur, et non des points d'entrée ; celle-ci, en effet, se fait surtout par où elle peut, suivant les points suffisamment pénétrables que présente la racine et les régions du sol qui sont infestées : puisque, aussi bien, l'infestation externe d'une racine adulte est toujours chose accidentelle et irrégulière, pouvant se limiter même à une gaine ectophytique, ce qui n'a jamais lieu dans l'invasion mycélienne précoce telle que nous la voyons chez les plantules d'Orchidées. Je ne m'occuperai donc pas de cette question peu intéressante à mon point de vue, et je vais examiner le mode de vie que subit l'endophyte une fois bien introduit dans la racine arrivée à un certain âge.

CHAPITRE II

LE CHAMPIGNON DANS LA PLANTE
LEUR INFLUENCE RÉCIPROQUE

La toute jeune plantule a jusqu'ici fait bon ménage avec l'endophyte, ou bien elle l'a consigné à l'extérieur si elle pouvait se passer de lui ; mais, une fois la plante pourvue de son système nutritif et devenue suffisamment âgée, elle n'a plus que faire de ce champignon qui encombre ses tissus en se pelotonnant dans son écorce, et elle le lui fait bien sentir : elle va réagir contre lui par voie digestive, en différenciant des « Verdauungszellen » qui arrêteront son développement en le détruisant.

Burgeff (*op. cit.*, p. 66) dit que « le champignon atteint le stade de sa plus grande extension dans les germinations de quatre cinq mois environ » [chez les Orchidées]. A ce moment la jeune plante bien mise en train (1), capable d'assimiler le carbone gazeux et d'absorber les produits du sol, est tirée d'affaire (1), et la multiplication sans cesse croissante de l'inutile endophyte intracellulaire, commence à la gêner. Sans vouloir encore discuter le point de savoir où cesse la symbiose et où commence le parasitisme, question qui fera l'objet du chapitre suivant, on peut déjà penser que cet état se présente comme une « maladie bénigne » (N. Bernard). C'est à ce moment que la racine commence à prendre cet aspect de griffe coralloïde qui,

1. C'est très justement que Noël Bernard prononce à ce sujet le mot d' « impulsion » (*Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 137).

plus tard, pourra s'exagérer chez certains types jusqu'à rappeler les déformations monstrueuses des « balais de sorcières ». Chez les arbres ou plantes à germination facile, la racine n'est à ce moment qu'à ses débuts d'infestation, mais comme le champignon ne lui a encore rendu aucun service appréciable, dans un cas comme dans l'autre il est temps de réagir.

C'est donc à ce moment que l'on voit apparaître une différenciation de certaines cellules, les « Verdauungszellen » de Magnus, qui auront la propriété de digérer peu à peu les pelotons endophytiques, grâce à une diastase spéciale que Shibata croit avoir isolée, ou au moins mise en évidence. Le résultat de cette digestion est une sorte de gélification du peloton endophytique qui ne forme plus dans la cellule digestive qu'une masse pâteuse et amorphe (1). Ces « corps de dégénérescence », ou « Klumpe » sont des agglomérats jaunâtres (Milde), prenant bien les colorants, en un mot faciles à voir : aussi les plus anciens observateurs les ont-ils vus aisément, même mieux que les pelotons d'hyphes ; nous avons cité dans l'Introduction les observations de Drude, Reinke, Mollberg, etc., en ajoutant que les interprétations de ces auteurs étaient inexactes, et que c'est Wahrlich qui avait donné la véritable explication. Enfin, la résorption totale et complète de ces restes hydrocarbonés achève de se poursuivre au moins dans quelques Verdauungszellen, car les parties les plus anciennes de la racine en sont la plupart du temps à peu près dépourvues, ce qui prouve qu'elles les ont digérés ; mais on n'a pas encore obtenu beaucoup de détails sur les dernières phases de la digestion, malgré les travaux de Shibata et de Pétri. Quoi qu'il en soit, c'est bien là une véritable digestion, caractérisée par une transformation de matière par voie diastasique, suivie presque certainement

1. Au cours de tout ce chapitre, voir les figures 2 à 7, planche I.

d'une absorption de ces substances liquéfiées par les tissus voisins, au bénéfice par conséquent de la plante.

En général, et sauf de très rares exceptions que nous signalerons plus loin d'après Magnus, toutes les cellules corticales ne sont pas aptes à digérer l'endophyte ; d'abord les assises les plus externes ne sont presque jamais réagissantes, et ne fournissent que des cellules de passage (1) ; toutefois j'ai vu des masses de dégénérescence dès la troisième assise de l'écorce (*Limodorum*), mais dans des portions âgées de la racine. Mais comme je l'ai dit (p. 63), c'est surtout l'écorce moyenne et interne qui est le siège de la digestion ; ici, encore, toutes les cellules ne sont pas Verdauungszellen : une partie d'entre elles sont, au contraire, des cellules hôtesses, les « Pilzwirtzellen (2) » de Magnus, où les pelotons se développent au maximum. La répartition des Werdauung- et de Wirt-zellen n'est pas très facile à mettre en évidence, et, actuellement, l'on ne peut pas encore formuler de loi bien précise sur la localisation des cellules réagissantes ; Gallaud non plus que « Janse ni Shibata, n'ont pu observer aucune régularité dans la distribution de ces deux sortes de cellules » (3) dans *Psilotum*. Le mélange des deux types de cellules est particulièrement confus dans les Ophrydées, d'après Burgeff (4). La genèse et la différenciation des Verdauungszellen ne sont pas non plus bien connues ; les cellules digérantes ont sans doute été hôtesses auparavant (chez *Neottia*, Burgeff observe « le manque d'une définitive assise de cellules-hôtesses : à la vérité, les pelotons d'hyphes de la partie périphérique de la racine restent conservés plus longtemps que dans les assises internes, mais, finalement, ils se transforment en

1. Cf. notamment Wahrlich, *op. cit.*, 1886 et N. Bernard, 1909 (*Ann. Sc. nat.*, p. 141).

2. Primitivement écrit *Pilzwirthzellen* avant la réforme de l'orthographe allemande.

3. Gallaud, Thèse, p. 64.

4. Burgeff, *op. cit.*, p. 119. J'ai fait la même constatation chez *Limodorum* aussi bien que chez *Neottia*, où Magnus prétend distinguer une « Pilzwirtzellschicht » et une « Verdauungszellschicht ».

plasma par digestion » (1), et, comme on le voit par cette citation, passent insensiblement d'une fonction à l'autre dans certains cas, mais il est difficile d'établir un repérage). Burgeff, décrivant le début de la germination de *Lælio* × *Cattleya*, attribue aux cellules du pôle suspenseur un rôle de digestion une fois l'invasion produite : « den grossen Zellen der Suspensorseite... die als künftige Verdauungszellen die Ankunft des Pilzes erwarten » (p. 73). Cette faculté digérante des cellules du pôle d'entrée chez l'embryon, est sans doute destinée à fermer l'entrée aux hyphes une fois que l'infestation de la plantule est suffisante pour que la propagation et le développement de l'endophyte dans la plantule soient assurés ; et cette remarque est intéressante, parce qu'elle montre que l'endophyte des plantes mycotrophes obligatoires ne reste en relations avec l'extérieur, et ne fonctionne comme véhicule des matériaux du substratum, que pendant fort peu de temps, juste ce qu'il en faut pour franchir la « phase critique » précédant l'apparition de la chlorophylle, des racines absorbantes et des feuilles, c'est-à-dire une durée de quelques semaines ou de quelques mois tout au plus ; encore la phase véritablement indispensable et active du mycophytisme n'a-t-elle nécessité et d'action effective que pendant bien moins longtemps : quelques jours, et peut-être même seulement quelques heures ; on voit quelle distance nous avons parcourue depuis la théorie de Frank : il ne s'agit plus d'un mycophytisme continu et indispensable à l'adulte pendant des années, mais d'un point critique à franchir, d'un déclanchement minime et très court à obtenir ; la phrase remarquable de N. Bernard, à laquelle je faisais allusion un peu plus haut, dit la même chose sans que son auteur ait paru insister sur l'importance de cette conception : « Il suffisait donc d'une sorte d'impulsion donnée aux embryons par l'infestation

1. *Ibidem*, p. 126.

primitive, pour que le développement puisse (*sic*) se poursuivre d'une manière autonome » (1). Mais, pour en revenir à notre embryon pris en pleine phase critique et mycotrophe au maximum, il ne comprend guère à ce moment que des Pilzwirtzellen, et ce n'est qu'à l'âge de trois ou quatre mois qu'il commence à organiser sérieusement la résistance.

Dans la racine adulte, nous avons donc à l'extérieur des cellules de passage, puis des cellules-hôtesses auxquelles se relient insensiblement des cellules digérantes (à supposer que celles-ci en soient bien distinctes). Burgeff dans la plantule d'*Epidendron*, distingue ainsi une « Pilzwirtzellschicht » (Magnus) entourant la région digérante (2) ; mais, je le répète, il est difficile de préciser chez l'adulte une localisation bien définie, au point que Mac Dougal (3) n'a pu chez *Goodyera repens* ni chez *Corallorhiza innata*, distinguer ni de vraies cellules-hôtesses, ni de vraies cellules-digérantes. On a dans ces dernières années étudié avec grands soins les modifications que subissent, par suite de l'infestation, ces deux sortes de cellules.

Wahrlich, Janse, Schlicht, Magnus, Shibata, ont soigneusement suivi et décrit les modifications que fait éprouver au noyau le voisinage de l'endophyte ; à l'hypertrophie s'ajoutent assez souvent diverses modifications de forme, et aussi un hyperchromatisme (nous parlons en ce moment des cellules-hôtesses). Enfin le noyau de ces cellules non seulement se déforme de façon amiboïde, mais encore il se désagrège, au moins dans les cas où l'envahissement mycélien est considérable, comme dans le *Neottia* étudié par Burgeff, dont je suivrai la description (pp. 97 et suiv.). C'est avant même l'entrée des

1. Bernard, *Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 137.
2. Burgeff, *op. cit.*, p. 68.
3. Mac Dougal, *Symbiotic Saprophysm.* (*Annals of Botany*, VIII, 1899). Voir aussi p. 168 le cas du *Platanthera bifolia* étudié par Magnus.

hyphes dans la cellule que le noyau grossit, tout comme la résorption de l'amidon se fait souvent dans des cellules encore indemnes ; il y a là une action à distance encore difficile à expliquer ; Gallaud croit moins à une émission diastasique, qu'à un emprunt fait par les cellules infestées et privées d'amidon, à leurs voisines encore indemnes et amylifères (Thèse, p. 109) ; il n'est d'ailleurs pas « évident » comme il le dit, que l'amidon ait été absorbé par le champignon, il peut s'être hydrolysé en sucre. Pour en revenir au noyau, son réseau chromatique se fragmente en grains étoilés, puis arrondis, en un « Kernplasma » éparpillé, dilfusé, mais pourtant beaucoup moins que dans les Verdauungszellen dont nous allons parler. En somme, l'hypertrophie et la déformation du noyau, la disparition de l'amidon, montrent bien une réaction de la cellule et un saprophytisme gênant de la part du mycelium, mais la lutte n'est pas bien engagée, et les simples cellules de passage sont encore moins modifiées : c'est jusqu'à la Verdauungschicht qu'il faut aller pour assister à la lutte la plus caractéristique entre le champignon et le tissu envahi.

On reconnaît les cellules-digérantes non seulement à la masse de dégénérescence qui les remplit plus qu'à moitié, mais encore à la dimension extraordinaire de leur noyau, qui exagère son diamètre jusqu'à le quadrupler : de 8 μ pour les cellules indemmes, il passe à 29-33 μ dans les Verdauungszellen d'*Epidendrum* d'après Burgeff (1) ; dans les cellules-hôtesses, il s'hypertrophiait moins, puisqu'il doublait seulement ses dimensions. Le noyau en réagissant augmente donc son volume une soixantaine de fois ; ce grossissement est d'ailleurs une règle générale chez tous les tissus qui exercent une réaction contre une attaque parasitaire — et, comme nous l'avons vu, il s'observe aussi

1. Burgeff, *op. cit.*, p. 68.

chez les cellules-hôtesses ; mais ici, son exagération semble témoigner d'une extraordinaire vitalité. Le noyau reviendra d'ailleurs à son état de repos une fois le « Klumpe » formé et entouré de cellulose (Burgeff, pp. 68 et 98) ; mais pour le moment non seulement il s'est considérablement hypertrophié, mais encore il se déforme à tel point que ses altérations sont comparables à de véritables lésions traumatiques : il devient amiboïde (1) et émet des pseudopodes qui vont servir à attaquer le peloton mycélien, comme Burgeff (p. 97) le vérifie sur le *Neottia* ; mais de plus il se fractionne (souvent, du moins), sans doute pour multiplier sa surface réagissante et attaquante ; ses nucléoles se multiplient aussi, mais non par bipartition des nucléoles primitifs, d'après Magnus ; son réseau chromatique s'éparpille en grains de Kernplasma ; la masse chromatique est devenue très considérable, très déformée et divisée, bien colorable : tout cela souvent avant même l'entrée du mycelium dans la cellule. Le mémoire de Burgeff (1909) contient de fort belles photographies de ces stades, et la description qu'il donne de la réaction dans la Verdauungschicht, est des plus remarquables. Quant à l'endophyte, il a un peu accru son diamètre : Burgeff indique celui des « Infektionshyphe » comme étant d'environ 4 μ. dans le *Platanthera chlorantha*, alors qu'il atteint 5 μ, 5 dans les Wirtzellen : il ne les trouble guère, nous l'avons vu, et il n'y court pas non plus grand risque : « les hyphes dans ce tissu ne sont point destinées à la destruction par le plasma de la plante, ils représentent la portion reproductive du complexe mycélien » (2). Son faible accroissement diamétral montre d'ailleurs qu'il n'a pas dû consommer beaucoup des réserves de la cellule-hôtesse, où l'amidon s'est transformé en sucre sans appau-

---

1. Dangeard et Armand lui trouvent même « une ressemblance frappante avec un Rhizopode. » *Rev. myc.*, n° 77, p. 17.
2. Burgeff, *op. cit.* p. 104.

vrissement. Mais lorsque l'hyphe pénètre dans la région *digérante* (la plupart du temps à travers les ponctuations intercellulaires d'après Burgeff, p. 105), elle devient fort peu colorable et s'accroît beaucoup plus en diamètre (jusqu'au double) et surtout en longueur, grâce à son pelotonnement; ce dernier caractère existait dans les cellules-hôtesses, mais ici ce développement est si considérable que « toute la cellule est tellement remplie de l'épaisse masse mycélienne, que le noyau en suspension au milieu en est tout froissé par les hyphes » (1), d'autant que lui-même est très grossi; il est souvent rejeté ainsi contre la paroi, mais pas toujours; le pelotonnement peut arriver jusqu'à constituer ce que Burgeff appelle — non sans un peu d'exagération — un feutrage, « einen dicht verfilzten Knäuel » (p. 97); ce qui permet un pareil accroissement est, selon lui, l'existence de sucre formé dans la cellule aux dépens de l'amidon préexistant, par une diastase de l'endophyte.

La lutte entre ces deux adversaires — hyphes et noyau — portés tous deux à leur maximum d'hypertrophie, est inégale; l'endophyte, perceur de parois cellulosiques et digéreur de sucres, est un simple agent de transformation par voie diastasique des hydrocarbones, car on n'a jamais pu prouver nettement la disparition, par son fait, du protoplasma cellulaire; il n'est donc que saprophyte, ou parasite bien bénin, malgré les apparences; tandis que le noyau (peut-être le protoplasma, s'il lui reste encore quelque activité, ce dont paraissent douter Dangeard et Armand (2) sans être très affirmatifs) emploie ses diastases à détruire la matière vivante du mycelium : au fond, c'est bel et bien lui qui est le plus parasite des deux au sens classique du mot, contrairement à ce qu'ont pensé presque tous les auteurs, et si paradoxal que cela puisse paraître. Aussi

1. Burgeff, *Ibid.*, p. 107.
2. *Rev. mycol.*, n° 77, janvier 1898, pp. 15-16.

remporte-t-il à peu près toujours la victoire dans cette lutte dont Burgeff décrit les phases et les manœuvres du noyau avec les plus grands détails (p. 111) : les hyphes enlacées par les pseudopodes des noyaux qui ont quitté la paroi cellulaire, perdent la netteté de leurs contours, s'amincissent au point de ne plus pouvoir être distinguées des trabécules du protoplasma (p. 112) ; l'endophyte restitue sans doute les hydrocarbones qu'il avait dérobés à la Verdauungszelle, et, réduit à sa masse primitive tout au plus, il ne forme plus qu'un paquet à demi digéré, une masse pâteuse, un Klumpe jaunâtre aux contours indistincts. Il n'est pas toujours complètement digéré sur place, nous l'avons dit : mais la résorption finit toujours par s'accomplir plus ou moins lentement, grâce au pouvoir digestif du protoplasma. Cette faculté digérante est-elle bien spéciale aux Verdauungszellen, et qu'est ce qui a pu la conférer à celles-ci? Comme je l'ai dit, nous ne savons pas plus ce qui détermine ces cellules à remplir ce rôle, que nous ne savons ce qui rend sécrétrices certaines cellules et non pas d'autres ; mais, en me basant notamment sur les observations de Magnus et de Mac Dougal sur les racines où le pouvoir digestif anti-mycélien est vaguement diffusé dans toute l'écorce, j'aurais quelque tendance à croire que les Verdauungszellen ne sont pas un type positivement spécial et différent des Wirtzellen : si la lutte y est plus vive et le pouvoir digestif du protoplasma plus marqué, c'est que cette région est la plus jeune de l'écorce adulte (donc la plus active), que les champignons, profitant des grandes dimensions de ces cellules pour y former de vastes pelotons, s'y attardent et ralentissent leur marche aux dépens de leur sécurité en pays ennemis, et enfin qu'ils ont déjà subi quelques assauts de la part du protoplasma des Pilzwirtzellen traversées, assauts trop faibles pour leur nuire sérieusement, mais qui ont dû les affaiblir un peu cependant. En tous cas, le noyau victorieux reprend sa forme ronde et reconstitue son réseau chromatique, il

revient à son volume normal et prend un repos bien gagné ; l'amidon fait sa réapparition dans la cellule(Burgeff,p. 114). Mais l'auteur ajoute que les progrès centripètes de l'endophyte hébergé et resté intact dans les Pilzwirtzellen, peuvent amener un nouvel envahissement de la Verdauungszelle : alors l'état de siège est de nouveau déclaré, le noyau sort de son repos et reprend la lutte ; et cela peut recommencer un certain nombre de fois. Je n'ai pu le vérifier, mais le fait est pleinement vraisemblable ; je crois toutefois qu'une Verdauungszelle ne doit pas pouvoir indéfiniment recommencer son rôle digérant, et qu'au bout d'un certain nombre de reprises — à moins qu'elles ne soient séparées par de très longs intervalles de repos — elle doit n'être plus en état de repousser l'endophyte.

Deux remarques sont à faire : la première, c'est que les cellules digérantes ne sont pas toujours victorieuses (1) : non pas qu'il leur arrive d'être digérées par l'endophyte sauf dans quelques cas exceptionnels, mais comme le noyau occupait le centre de la cellule à l'arrivée des hyphes, celles-ci, en se pelotonnant, l'enlacent dans un réseau : « Le noyau se trouve au centre d'un buisson formé de filaments enchevêtrés : il devient prisonnier ; c'est alors qu'il cherche à gagner la surface en profitant des passages restés libres, en s'étirant dans les parties les plus étroites (2). » Sans s'exagérer la fréquence et l'importance de cet emprisonnement du noyau au centre du peloton, il peut arriver que des fragments nucléaires restent englobés dans le peloton, et on les retrouve à la fin au centre du Klumpe de dégénérescence d'après Burgeff (1) ; ils ont donc résisté à l'action du champignon, il n'ont subi qu'un emprisonnement purement physique : soit que les diastases du corpuscule nucléaire aient constamment tenu l'endophyte en échec, soit que les vertus digérantes de celui-ci soient

1. Burgeff, *op. cit.*, p. 144.
2. Dangeard et Armand, *Rev. mycol.*, n° 77, janvier 1898, p. 18.

trop faibles pour venir à bout des substances protéiques, ce qui confirmerait cette opinion que l'endophyte n'est guère digne du titre de parasite, c'est-à-dire de digéreur de substance vivante. Mais il arrive parfois, bien qu'exceptionnellement, que les endophytes se multiplient au point de rendre la plante malade, et, finalement, de la tuer (1) : cette infestation exagérée et mortelle, étudiée par Noël Bernard, est un cas exceptionnel et pathologique, comme l'est chez l'homme une maladie d'origine bactérieune, qui, en temps ordinaire, reste sans éclosion, contrebalancée par les antitoxines humorales.

La seconde remarque, c'est que presque toujours la digestion se fait seulement dans un certain nombre de cellules de la Verdauungschicht : cette assise (ou ces assises) contient, en effet, des *cellules de conservation*, où les hyphes se maintiennent longtemps, peu nombreuses, mais très colorables et riches en matières nutritives ; Burgeff, qui a mis ces détails en évidence, appelle ce mycelium « Eiweisshyphen » (2). Mais ce n'est qu'un répit, car les « cellules de conservation » finissent par attaquer, elles aussi, et par désorganiser en Klumpen ces Eiweisshyphen. Cela montre que ces cellules ne sont point des cellules-hôtesses égarées parmi les Verdauungszellen, comme on serait d'abord tenté de le croire.

La relation que j'ai donnée de la lutte cyto-mycélienne, suivait exactement la description de Burgeff ; on pourra lui comparer quelques autres, un peu différentes par quelques points, dans Magnus et dans Shibata surtout, ainsi que dans la plupart des auteurs qui ont étudié le mycophytisme dans ces dix dernières années. On trouvera

1. Il est à peine besoin de faire remarquer que cette propriété nécrosante du mycélium n'implique aucunement chez lui l'existence du pouvoir digestif caractéristique du vrai parasite — car on peut léser et tuer un être vivant sans qu'une soustraction matérielle au profit de l'envahisseur entre en jeu.

2. Burgeff, *op. cit.*, p. 112-113.

que ces divergences sont tout à fait secondaires, et qu'elles montrent simplement que des plantes différentes ont des procédés de réaction un peu différents, ce qui est fort naturel. Mais toujours l'histoire des rapports entre l'endophyte et l'hôtesse (dans les plantes mycotrophes nécessaires, et âgées de plusieurs mois) se résume en une facile intrusion du mycelium dans l'écorce externe et les Pilzwirtzellen, puis un arrêt avec pelotonnement considérable dans les Verdauungszellen de l'écorce moyenne-interne, une hypertrophie des deux éléments (nucléaire et mycélien), un enlacement réciproque, et finalement la victoire du noyau, parfois amputé d'une partie de sa masse restée enrobée dans le corps de dégénérescence (Klumpe) qui est toujours le résultat final de la lutte. Cette tendance à la réaction phagocytaire est si forte, que souvent toute la plante y prend part sans qu'on puisse discerner de Verdauungszellen spéciales, comme l'ont montré Mac Dougal chez une Néottiée dépourvue de Wirtzellen, et Magnus pour un cas un peu exceptionnel d'un *Platanthera bifolia* dont toutes les cellules avaient résorbé le champignon, sans limiter cette fonction à des Verdauungszellen spécialement différenciées. Très rarement l'endophyte se maintient, soit quelque temps dans des cellules de conservation devenues bientôt digérantes, soit grâce à l'exagération de son développement qui, dans ces cas pathologiques, arrive à étouffer l'élément cellulaire.

La faculté réagissante des Verdauungszellen est de tout point comparable à celle des cellules phagocytaires de l'organisme humain, sauf que dans la plante les cellules phagocytes ne peuvent se déplacer, et opèrent sur place; c'est, je crois, Gallaud qui, le premier, a eu le mérite d'établir cette notion de phagocytose sur place (Thèse, pp. 95-96). N. Bernard soutient vivement aussi et développe cette assimilation (1). Elle me paraît tellement évidente, que je crois

1. *Ann. Sc. nat.* Bot., 1909, p. 148-155.

inutile d'y insister; je signalerai seulement une hypothèse de Noël Bernard rapprochant le pelotonnement des endophytes, de l'agglutination des éléments bactériens dans le sang des vertébrés, cette conglomération étant dans les deux cas un mode de défense contre la réaction digérante des cellules, à l'attaque desquelles les masses mycéliennes compactes présentent ainsi le minimum de surface (1). Toutefois cette faculté de pelotonnement existe dans le mycelium même librement cultivé, ce qui diminue beaucoup l'importance ou l'intérêt de ce caractère.

Cette différenciation des tissus de la racine en couches de cellules-hôtesses et en assises à cellules digérantes, est sensiblement constante — plus ou moins nette cependant, comme nous l'avons vu — chez les Orchidées et autres plantes de graines rudimentaires, obligatoirement mycotrophes : soumises dès leur plus jeune âge à une infestation inévitable et indispensable, il est tout naturel qu'elles possèdent un système phagocytaire régulier, je dirais presque différencié ; et Magnus cite comme exceptionnel, ainsi que je l'ai dit, le cas d'un *Platanthera* à cellules toutes digestives. Mais ces deux catégories de cellules ne se retrouveront plus nettement chez les plantes à mycorhization tardive et facultative ; ici le champignon n'a jamais été indispensable à la plante, il s'est introduit chez elle en sapro-parasite, et il le prouve bien par la différenciation de certaines de ses hyphes en suçoirs extrêmement ramifiés sous forme d'arbuscules ou de buissons intra-cellulaires très fins, que Gallaud a étudiés (2) de façon si remarquable ; ils existent même parfois chez les Orchidées, mais de façon bien plus rare et plus irrégulière ; Mollberg, Janse, Magnus, Petri, en ont parlé de manière plus ou moins vague. Ces arbuscules-suçoirs peuvent être attaqués par le protoplasma de la cellule

1. *Ibid.*, p. 137-139.
2. Gallaud, *Rev. génér. de Botan*, XVII, 1904, pp. 81-89 (Thèse).

envahie, qui, sans être toujours une vraie Verdauungszelle, a des propriétés réagissantes, comme toute cellule vivante ; Gallaud a montré que le résultat de cette dégradation est un Klumpe d'un type particulier, connu depuis Janse (1897) et auquel on a conservé le nom de *sporangiole* (Janse) ou de *prosporoïde* (Petri), malgré l'évidente impropriété de ces termes pour un organe qui n'est qu'un buisson-suçoir transformé en une masse de dégénérescence inerte (les racines âgées ne contiennent que des *sporangioles* d'après Gallaud, p. 92, alors que dans les organes récemment infestés les arbuscules dominent). (1). Arbuscules ou sporangioles se trouvent surtout dans les plantes à mycorhizes facultatives, mais peuvent aussi exister chez toutes les plantes mycophytes (*Lecanorchis javanica*), comme il résulte des travaux de Janse. C'est un cas particulier de la vie mycophytique, et c'est avec raison que Gallaud (Thèse, pp. 96-97) établit cette assimilation entre les endophytes à arbuscules et sporangioles, et ceux qui n'ont pas de suçoirs ramifiés et qui dégénèrent en Klumpen dans les Verdauungszellen différenciées des Orchidées ; il ajoute d'ailleurs que les transitions ne manquent pas entre ces deux types. Si les arbuscules servent bien de suçoirs, et si de plus la plante n'a pas de Verdauungszellen bien différenciées, il semble que dans le cas des plantes d'un tel type la nature accidentelle et saprophyto-parasitaire du champignon paraisse plus nette que jamais ; mais comme, après tout, ces arbuscules ramifiés ne sont, suivant l'expression de Gallaud, que des « organes d'échange », sans que leur examen suffise à déterminer dans quel sens a lieu l'échange de matière (2), nous allons achever d'étudier

---

1. Voy. fig. 8 et 9, pl. I.

2. Toutefois, comme le fait remarquer Gallaud, le fait d'être très ramifié paraît indiquer que le champignon, en trouvant intérêt à multiplier sa surface, fonctionne par absorption, car s'il était chargé de nourrir la cellule il éviterait de se diviser pour faciliter la diffusion de ses substances dans le cytoplasma. Mais d'autres auteurs feront le

à part la question de la dépendance physiologique réciproque de la cellule et du champignon.

---

raisonnement inverse, et diront que si le champignon est adapté au rôle de nourricier, il est tout naturel qu'il augmente sa surface de diffusion pour mieux remplir sa tâche. Selon que le biologiste voudra prêter au champignon de la bonne ou de la mauvaise volonté — ce qui ne dépend que du bon plaisir de chacun, sans qu'il puisse être question de critère, — il pourra conclure dans le sens qu'il voudra. On ne s'en est point fait faute. La théorie de l'adaptation est si commode, quand on en abuse !

CHAPITRE III

PARASITISME ET SAPROPHYTISME. RELATIONS DU CHAMPIGNON AVEC LA PLANTE AU POINT DE VUE DES ÉCHANGES DE MATIÈRE.

La notion de parasitisme et de saprophytisme traverse actuellement une crise, surtout depuis que la question mycorhizienne a pris à la suite de Frank une si grande importance. De fait, la vieille notion classique du parasitisme, d'après laquelle un végétal était dit parasite d'un autre quand il devait plus à ce dernier que celui-ci ne lui devait lui-même, cette notion trop commode était aussi trop simpliste et trop vague. Pendant bien longtemps l'on a considéré le Gui comme le type du parasite, aujourd'hui l'on en fait un symbiote de l'arbre ; on tend même à réagir de façon peut-être un peu excessive en attribuant la même qualification au *Lathræa*, par exemple (1). L'emploi du microscope vers le milieu du siècle dernier, avait permis de reconnaître et de caractériser un nombre considérable de maladies comme dûes à l'infestation cryptoganique, ce qui avait habitué à répandre et presque à vulgariser l'idée de parasitisme, mot que l'on employait aussitôt sans difficulté dès qu'on voyait une associatiou (plus ou moins réelle et plus ou moins intime) de deux êtres. Pourtant Lecocq faisait sagement des réserves : « Le parasitisme est un état particulier des plantes, que nous connaissons à

1. André, *Revue horticole*, 1892-1893.

peine, et dont l'étude est extrêmement difficile. On reconnaît au premier abord que certaines espèces se fixent sur d'autres végétaux, qu'elles y implantent leurs racines et vivent en quelque sorte aux dépens de leur support, mais on ignore où s'arrête la limite de ce que l'on doit véritablement appeler parasite, et dans quelles proportions le sujet est utile à la plante adventive qu'il porte ou qu'il nourrit. » (1) (J'ajouterai qu'il est encore plus difficile de se rendre compte du degré auquel la plante adventive est nuisible à son hôtesse). — La notion de symbiose, particulièrement affermie par la démonstration définitive faite par Gaston Bonnier (2) de la double nature des Lichens, se conciliait fort bien avec celle de parasitisme : il y avait symbiose toutes les fois que dans l'association de deux êtres chacun devait à l'autre autant qu'il lui fournissait lui-même. Il semblait que l'on eût là un critérium très simple pour juger à quel type d'association l'on avait affaire : la symbiose était une association positive, une alliance pure, sans lutte ; le parasitisme était un état négatif pour l'un, positif pour l'autre : une lutte. Les états de transition entre ces deux types extrêmes et franchement caractérisés, se sont faits chaque jour plus nombreux, et enfin, depuis Frank et Elenkin surtout, la question est entrée dans une nouvelle phase.

Observons d'abord que le mot de « symbiose » est fort peu précis, puisque par son étymologie il exprime simplement l'idée d'association entre deux existences, ce qui peut tout aussi bien s'appliquer aux plus francs parasites. Si l'on veut marquer que cette vie commune tourne à l'avantage des deux parties, il est préférable de traduire cette idée en adoptant le terme d'*eusymbiose*. — Zopf (1897) a proposé le mot *parasymbiose* pour désigner la vie

---

1. Lecoco, *Études de géogr. botan. de l'Europe*, t. III, ch. XXXIII, p. 219.
2. *Ann. Sc. nat.*, 1889.

commune sans dommage. Inversement, l'association nuisible pour l'un des deux symbiotes devrait être désignée sous le nom de « cacosymbiose », mais on peut se contenter de conserver le mot *parasitisme*, une fois admis le sens péjoratif de ce mot (qui, par lui-même, ne présente par son sens étymologique aucune notion précise de la signification qu'on lui attribue). Mais où s'arrête l'eusymbiose, et où commence le parasitisme?

En biologie, comme souvent en chimie ou toujours en mécanique rationnelle, toutes les fois que deux corps sont mis en présence, chacun des deux agit sur l'autre : dans un cas de parasitisme, par conséquent, il est impossible de parler du bénéfice retiré par l'envahisseur, sans ajouter aussitôt que l'hôte récepteur, à son tour, exerce certainement quelque action sur celui-là ; la première action peut être mille fois plus intense que la seconde, celle-ci n'en existe pas moins; il n'y a pas de parasitisme *pur*, c'est-à-dire à action absolument et strictement unilatérale, pas plus qu'on ne peut supposer une masse grave exerçant une attraction sur une autre sans en subir elle-même une de la part de la première. C'est ce qu'oublient trop souvent et trop facilement les biologistes. Le parasitisme n'est donc que la *différence* entre les actions réciproques de deux éléments antagonistes, différence qui est forcément au bénéfice de l'un; l'égalité (dans le sens très approximatif que peut avoir ce mot dans tout ce qui n'est pas mathématique pure) entre ces deux actions de sens contraire, sera l'état *eusymbiotique* pour le couple ; cette égalité qui, en biologie, ne peut être parfaite ni absolue, oscillera dans de certaines limites, et il nous sera bien impossible de dire à quel moment exact elle les aura franchies pour tomber dans un sens prédominant suffisamment d'un côté pour créer l'état de parasitisme.

Il y a donc transition insensible et continue entre le parasitisme le plus nocif et l'eusymbiose la plus harmonieuse. Je viens d'employer l'expression « osciller dans des

limites » : c'est très justement qu'Elenkin (1) a comparé l'association de deux êtres vivants, à une balance dont chaque symbiote est un plateau. L'égalité des deux actions contraires de chacun d'eux, maintient le fléau horizontal, et la supériorité de l'une ou de l'autre peut entraîner des oscillations du système, donnant l'avantage à tel ou tel, mais ne dépassant pas un certain angle peu considérable, que j'appellerai l'angle de tolérance eusymbiotique. Si cet angle dépasse une certaine amplitude, l'un des plateaux a franchement le dessous et l'on a un vrai parasitisme en biologie ; mais il est évident qu'il y a eu continuité entre les divers états du système, et que nous ne pourrons changer leur nom à un moment donné qu'à condition de fixer d'une façon toute conventionnelle une certaine valeur à l'angle d'Elenkin (angle de tolérance eusymbiotique), — car, pour ce qui est d'exiger une parfaite égalité entre les deux actions propres des symbiotes sous peine de parasitisme déclaré à la moindre oscillation, il n'y faut pas songer : une telle égalité ne se rencontre point en biologie, et au surplus les moyens de vérification et de mesure aussi précis nous manquent. — Cette notion paraît bien simple, mais elle est si importante que je n'ai pas craint d'y insister, tenant bien à spécifier que l'eusymbiose la plus parfaite, loin d'être l'union de deux éléments différents dans le même sens est, comme le parasitisme, une lutte : les deux poids sont égaux dans les plateaux de la balance, voilà tout. On est trop porté à voir dans la stabilité, l'isostasie, un état de repos semblant indiquer l'absence de lutte : alors qu'au contraire l'équilibre n'est qu'un état d'antagonisme permanent entre deux (ou plusieurs paires de) forces égales et de sens contraire. Cette notion est familière aux mathématiciens, mais en biologie où l'on procède surtout par observation et où celle-ci porte sur le

1. *Bull. Jard. botan. de Pétersbourg*, VI, 1906, pp. 1-19. Résumé dans *Botan. Centrabl.*, XXVIII, I, 1906, pp. 175-176.

résultat final net de plusieurs éléments et circonstances, on la néglige un peu quelquefois. Quand on fait tenir deux cartes debout sur un plan, chacune des deux s'appuie sur l'autre, et l'on a un exemple d'eusymbiose dynamique caractérisé par l'antagonisme de deux forces égales et opposées ; quand un lichen présente des hyphes et des gonidies formant un complexe bien vivant, on a un exemple d'eusymbiose physiologique, caractérisé par le fait que chacun des deux éléments tire parti de son associé, puisque sans lui il ne pourrait vivre seul : tout équilibre est une lutte bilatérale. Il ne faut donc plus *opposer* l'eusymbiose au parasitisme, donnant à l'association une valeur positive pour le premier cas, négative pour le second : il faut mettre *à la suite* l'un de l'autre ces états qui forment une série continue, établie par la différence entre deux valeurs biologiques dont ladite différence varie entre une certaine valeur (parasitisme) et zéro ou à peu près (eusymbiose),

Mais allons-nous pouvoir isoler, pour les mesurer, ces deux forces antagonistes (égales ou inégales) ou même mesurer sûrement la différence résultante? Pour réaliser cette dernière opération, il faudrait que les deux éléments en cause présentassent des actions du même ordre, échangeassent des valeurs mesurables ou pondérables de la même façon, réductibles au même étalon. Or, si l'un des symbiotes agit en modifiant, par exemple, l'état hygrométrique de l'air emprisonné dans son réseau d'hyphes, l'autre en fixant par voie photo-synthétique le carbone de l'air; l'un en modifiant la tension osmotique ou la vitesse de courant du liquide interne, et l'autre en modérant, par exemple, l'intensité lumineuse, — il est à peu près impossible dans de pareilles conditions, de faire le départ de chacun des rôles et d'estimer la valeur de leur action relative : le résultat obtenu serait de tout point comparable à celui qu'obtiennent les écoliers qui soustraient six hommes de quinze chevaux. Ce barbarisme arithmétique se commet

tous les jours en biologie. En général, nous ne pourrons donc mesurer que la différence finale, et nous continuerons à ignorer combien de fois un des éléments (la consommation d'hydrocarbones, par exemple) d'un des symbiotes agit plus fortement que son correspondant chez l'autre symbiote ; c'est pourtant ce qu'il nous faudrait savoir pour juger si l'endophyte d'une mycorhize nourrit la racine ou si c'est celle-ci qui nourrit le champignon. Tout au plus peut-on vaguement espérer faire des mesures comparables lorsque les deux symbiotes présentent à peu près le même genre de vie, ou au moins suffisamment de caractères communs (Phanérogames verts vivant l'un sur l'autre, endophyte souterrain vivant dans un protocorme de Lycopode comme lui sans chlorophylle et issu d'une spore) ; et encore rencontrera-t-on, en dehors des difficultés expérimentales et matérielles du travail, deux pierres d'achoppement : la première, c'est qu'on n'a pas le droit d'estimer que les symbiotes séparés et observés se comporteront isolément comme ils le faisaient quand ils étaient liés l'un à l'autre ; la seconde, c'est que si les deux symbiotes avaient bien les mêmes propriétés, on ne voit pas quel intérêt les poussait à s'associer ; il faut qu'ils diffèrent et « s'engrènent » par un ou plusieurs points, que l'on pourra trouver, mais qui ne seront peut-être pas de même ordre et comparables.

A défaut d'éléments de calcul qui soient de même nature et permettent la comparaison et la soustraction, caractériserons-nous l'état eusymbiotique par la permanence de l'association établie et de sa prospérité ? C'est encore le meilleur critérium ; mais c'est un point qui ne s'évalue que par à-peu-près, et qui permet tout juste d'estimer l'eusymbiose quasi-parfaite ou bien le parasitisme complet entraînant la mort de l'hôte ; les cas délicats et problématiques de transition, prêteront toujours à incertitude et à discussion. Les Lichens sont de cette façon un bon exemple d'eusymbiose comme la « cloque » ou la « rouille » des

feuilles sont des modèles de parasitisme ; mais tôt ou tard en vertu de cette continuité entre ces deux modalités sur laquelle j'ai insisté, on voit réapparaître la supériorité d'un symbiote, modification entraînant « l'oscillation » d'Elenkin, dépassant l'angle-limite ; un Lichen meurt d'abord par l'un de ses éléments, l'autre restant plus longtemps vivace et dominant dès lors : dans les meilleurs exemples d'eusymbiose, il y a donc toujours un moment où l'équilibre est rompu. Quant aux endophytes unis à la plante, nous avons vu que l'association passe souvent par deux ou trois phases d'oscillation au moins ; de sorte qu'on ne peut répondre à la question : « les endophytes sont-ils parasites de la plante ? » qu'après avoir spécifié à quel moment du développement cette demande est posée.

Une autre difficulté complique encore le problème du parasitisme : c'est l'analogie qu'il présente avec le saprophytisme. Ce dernier terme, on le sait, désigne le mode de vie par lequel la plante puise des aliments *organiques*, déjà formés en combinaisons complexes. mais *non* vivants, ce qui serait du parasitisme (*lato sensu*, c'est-à-dire sans préjuger de la réaction de ces éléments vivants, qui pourrait amener l'état d'équilibre eusymbiotique). L'intérêt de cette distinction réside dans ce fait qu'ici précisément l'action serait (biologiquement) unilatérale : la plante saprophyte reçoit bien les matériaux du substratum, mais celui-ci ne tire de la plante aucun bénéfice d'ordre biologique, ce qui simplifie beaucoup l'étude de leurs relations. Mais le milieu saprophytisé étant organique, se relie d'une part insensiblement aux milieux purement inorganiques (on sait que la distinction entre ces deux termes inventés par les chimistes, est toute conventionnelle), d'autre part aux milieux vivants, d'abord parce que nous ne pouvons pas toujours reconnaître et caractériser la vie, ensuite parce que même dans un tissu bien vivant où se trouve plongé l'envahisseur, il se peut que la matière puisée par celui-ci

soit inerte, parfois même inorganique : si l'endophyte vivant dans une cellule d'Orchidée n'y puise que du sucre et un peu d'eau et de sels, n'est-il pas prudent d'élever des doutes sur l'authenticité de son « parasitisme » ? (v. p. 164). Un Lichen corticicole n'est très certainement pas parasite vrai, puisqu'il vit sur des cellules subérisées et mortes depuis longtemps : il y prend leur matière organique (fort peu, d'ailleurs) et par suite est plus ou moins saprophyte ; mais l'authentique et véritable parasitisme consistant dans la digestion du protoplasma vivant, est probablement bien plus rare qu'on ne le croit communément.

Cela posé, si nous voulons estimer le rôle de l'endophyte chez les plantes en nous adressant simplement à l'observation du résultat brut de la vie symbiotique—c'est-à-dire à la différence nette des actions réciproques des deux symbiotes — nous obtiendrons de suite, très vite et très simplement, les conclusions suivantes :

Les plantes de graine ou de spore rudimentaire ne germent pas (de façon appréciable) sans endophyte ; elles germent avec le concours de ceux-ci : donc elles en tirent parti et sont saprophytes ou parasites (le point restera à élucider) sur le champignon. Ce qui ne saurait beaucoup étonner, le protocorme souterrain et minuscule d'un Orchidée n'étant pas plus assimilateur de carbone qu'une hyphe de champignon, étant beaucoup moins absorbant qu'elle, puisqu'il est massif-sphéroïdal et n'a ni racines ni poils, et n'étant enfin ni assez grand ni assez richement pourvu de substances, pour dédaigner la quantité de matières que lui offre si à propos la présence du champignon.

La plante issue de graine ou spore verte ou riche en réserves et à embryon perfectionné, à croissance rapide et épigée, à verdissement précoce, absorbant par les poils de ses racines, respirant par ses stomates, fixant le carbone par ses feuilles au bout de quelques jours seulement d'existence, n'aura au contraire aucun besoin de ces champignons, qu'elle écarte et repousse même aisément par les

sécrétions de ses racines très actives, et dont elle détruit immédiatement les rares hyphes qui par hasard y feraient intrusion, grâce à la faculté réagissante que ses cellules méristématiques doivent à leur haute vitalité — d'autant plus que dans la très jeune racine, toutes les assises sont encore formées d'éléments bien vivants. Les plantes de ce type sont donc *anamycophytes* à cette première période où les plantes du type précédent étaient au contraire *mycotrophes nécessaires*.

Observons à présent les plantes âgées de plusieurs mois pourvues de tous leurs organes nutritifs, à végétation bien « mise en train » : les Orchidées et autres plantes du type mycotrophe, ont bien encore leurs racines largement infestées, mais une coupe nous y montre une formidable réaction bien organisée : de nombreuses cellules (Verdauungszellen) se sont spécialisées dans le rôle de phagocytes, et y attaquent, désorganisent et digèrent plus ou moins les pelotons endophytiques qui sont arrivés jusqu'à elles à travers les couches de cellules-hôtesses, plus jeunes (l'écorce externe étant à développement centrifuge). La digestion est fort active, alors que l'infestation ne gagne guère, le nombre des points d'invasion étant fort restreint : Noël Bernard, dans une phrase que j'ai déjà citée (p. 118), dénie même toute existence d'un point d'infestation récente dans une racine âgée (1). De plus, si nous considérons les racines de deuxième, troisième années, formées non sur la plantule infestée issue de graine, mais sur un tronçon caulinaire vivace (rhizome), nous voyons que beaucoup (2) de ces racines sont indemmes ; si elles sont infestées, ce n'est que de façon irrégulière, quasi-fortuite et d'ailleurs assurément bien explicable, puisque, depuis des années, la plantule vit dans un milieu infesté : mais alors que les plantules issues de graines (donc anatrophes par elles-

1. N. Bernard, *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1909, p. 183.
2. La majorité même (les 2/3), d'après Stahl.

mêmes) ne pouvaient prospérer sans champignons (N. Bernard, H. Burgeff), « des plantes issues de tubercules peuvent s'affranchir de l'infection » (1). « Der neue Teil der Pflanze ist in diesem Augenblick gänzlich pilzfrei » (2), — ce qui est tout naturel, puisque l'adulte vivace et les surgeons qu'il produit n'ont plus les caractères de pauvreté de l'embryon, et qu'ils n'ont donc pas, comme lui, besoin d'un endophyte. Cela joint au spectacle typique de la Pilzverdauung, ou myco-phagocytose sur place, nous démontre assez que chez la plantule adolescente et qui a franchi la phase germinative critique, l'endophyte n'est plus qu'un intrus qu'il s'agit d'expulser en en tirant parti si possible. Les plantes se montrent plus ou moins aptes à mener à bien cette lutte : les saprophytes restent toujours infestées, tandis que le *Listera ovata* (3), l'*Epipactis latifolia* et les Cypripédinées (4) arrivent à être souvent indemnes ; nous dirons un peu plus loin que c'est leur organisation adulte qui leur vaut cette immunité.

Enfin, si nous jugeons cette question cusymbio-parasitaire non point d'après le seul résultat différentiel des actions antagonistes mises en jeu, mais en mesurant ou du moins en comparant, à défaut de ces actions fort difficiles à isoler, chacune des deux individualités en présence, nous ferons à peu près le même raisonnement qu'au paragraphe précédent : nous voyons, en effet, que le jeune protocorme d'Orchidée ou de Lycopode, gros comme une tête d'épingle, n'ayant ni réserves à l'origine, ni système absorbant non plus que chlorophyllien, est infiniment plus pauvre que le mycelium qui forme un riche réseau dans le sol, absorbe énormément d'eau et de sels par l'extrême division de ses hyphes filamenteuses, et possède force hydro-

1. N. Bernard, Thèse (*Rev. gén. Bot.*, 1902), p. 90.
2. H. Burgeff, *Die Wurzelpilze des Orchid.*, p. 102.
3. Bernard, 1909, p. 83. — Burgeff, 1909, pp. 126-127 et 129.
4. Burgeff, p. 133.

carbones : si l'un des deux a des raisons d'être parasite sur l'autre, c'est bien le protocorme. Au contraire, la plante devenue verte et épigée, absorbante, fixatrice de carbone et d'azote, de grande taille, se trouve à présent mieux dotée en matières et en énergie que le champignon, qui à partir de ce moment est sapro-parasite puisqu'il vit uni à plus riche que lui. L'abondance particulièrement grande et régulière des endophytes dans les plantes humicoles et saprophytes, ne fait que renforcer notre thèse, puisque ces plantes, mal organisées pour vivre de façon autotrophe (elles ont souvent très peu de chlorophylle, et pas de poils absorbants : *Neottia*, *Epipogon*, etc.), sont obligées d'admettre et de rechercher plus volontiers des microorganismes symbiotes, et qu'enfin leur vie pluriannuelle, humicole et syndrydique les maintient dans un milieu exceptionnellement riche en champignons. L'absence ou la rareté de ceux-ci, chez les plantes franchement parasites au sens classique du mot (*Orobanche*), est tout aussi facilement explicable (v. pp. 107, 137).

Si maintenant notre examen porte au contraire sur une plante du type anamycotrophe, nous voyons qu'au bout de quelques mois les racines présentent souvent des assises extérieures mortes et incapables de réagir : si elles ne sont pas encore trop subérisées, elles se laissent envahir par le mycelium pour peu que celui-ci soit abondant dans le sol : il formera souvent des mycorhizes ectotrophes (cette gaîne ne se formant que sur des portions assez fortement subérisées et par suite déjà plus ou moins dépourvues de poils, on comprend que bien des racines à gaîne mycélienne soient glabres sans qu'il y ait là suppléance comme le veut Frank). En tout cas, cette infestation tardive est aussi fort irrégulière (voir 2e partie chap. II) et l'endophyte, souvent intercellulaire (Gallaud), prend les caractères les plus nets du vrai parasitisme (suçoirs ramifiés en arbuscules, etc.). On objectera peut-être que ces buissons ramifiés intra-cellulaires, à parois minces

et dont le rôle d'organes d'échange a été mis en évidence par Gallaud, sont non des organes d'absorption pour l'endophyte, mais des organes de diffusion au profit de la plante — en d'autres termes, que l'échange de matières est centripète et non centrifuge? A cela je répondrai : 1° que s'il en était ainsi, la plante se garderait bien d'attaquer et de digérer ces précieux arbuscules diffuseurs : or, au contraire, elle les transforme en sporangioles, masses de dégénérescence analogues aux Klumpen et inertes au point de vue des échanges de matières ; 2° que l'endophyte, s'il était le nourricier de l'hôtesse adulte, n'y formerait point de vésicules, qui sont des organes de réserve ainsi que l'a montré Gallaud (thèse, p. 79) : vésicules qui existent surtout (Janse, Gallaud) chez les plantes facultativement infestées, mais jamais dans les jeunes plantules du type mycotrophe comme les Orchidées, ni même chez les adultes (Gallaud, thèse, p. 74), parce que là la lutte est trop vive pour permettre à l'endophyte d'accumuler à loisir des provisions aux dépens de l'hôtesse ; 3° qu'il suffit de comparer la plante adulte et l'endophyte pour reconnaître que celle-là n'a à peu près rien à gagner chez celui-ci, et que ce dernier peut trouver au contraire force matières élaborées chez l'hôtesse. Il est donc purement et simplement sapro-parasite sur celle-ci, et on sait comment elle finit par s'en débarrasser. D'une manière générale et forcément très approximative, plus la plante est vigoureuse, absorbante, riche en réserves et photo-assimilatrice, plus elle se passera aisément du champignon : j'ai déjà plusieurs fois opposé la rareté des endophytes chez les Orchidées bien vertes, à leur constance chez les humicoles décolorées (v. p. 181).

Est-ce à dire que la plante-hôtesse (adulte et à organisation autotrophe) ne tire aucun profit du champignon, auquel seul revient la qualité de sapro-parasite ? Assurément non, puisque j'estime que dans toute symbiose *chaque* symbiote trouve quelque chose à gagner ; la plante, en

réagissant, se montre «fongivore » (Frank), donc elle consomme des hydrocarbones (callose, sucres) et du protoplasma ; mais d'où viennent la plus grande part des matériaux du champignon, sinon de la plante qui l'a hébergé et où il s'est accru ? « La plante ne fait que rentrer dans une faible partie des éléments qui lui ont été enlevés par le champignon. » (1) Il faut toutefois reconnaître que le champignon se nourrit aussi du dehors, puisqu'il reste en communication avec le sol (2) ; et je ne nie pas que la plante, en le digérant, profite ainsi d'une certaine quantité d'eau et de sels, voire de composés carbonés et peut-être même azotés (?) (Marcuse) : nous verrons au chapitre suivant que les deux fonctions peuvent coexister ; j'admets même que cette « mycotrophie » *stricto sensu* soit effective et utile pour l'hôtesse pendant la vie du champignon (c'est peut-être, entre parenthèses, cet afflux qui peut expliquer l'accroissement du noyau des cellules et, d'après quelques auteurs, la transformation de l'amidon de celles-ci) : ainsi Marcuse observe, comme que je l'ai dit pp. 71-72, que la plante est plus riche en endophytes au mois d'octobre qu'en juillet ; même en faisant la part de la moindre vitalité de la plante en automne, ce qui l'expose à un plus facile envahissement, il est permis de penser que la plante une fois bien pourvue de pelotons mycéliens, en tire parti pendant l'hiver ou le printemps en digérant ces hyphes. — Mais, d'abord, le gain assez peu précisé que peut faire la plante de cette façon, ne doit pas compenser la perte de substances organiques élaborées que lui causent l'envahissement et la croissance du champignon dans ses tissus ; puis celui-ci n'est généralement pas entièrement digéré, et une bonne partie en reste longtemps — dégénérée physiologiquement sans doute, mais matériellement inattaquée — en Klumpen. On voit que nous parvenons ainsi à distinguer

1. Gallaud, Thèse p. 134 (Conclusion).
2. Voir le chapitre suivant.

deux actions similaires et contradictoires superposées, ce qui est conforme aux principes posés sur le parasitisme au début de ce chapitre : sapro-parasitisme de l'endophyte aux dépens des tissus de l'hôtesse, revanche parasitaire de celle-ci sur celui-là — le tout variable, facultatif et oscillant, ce qui a permis aux auteurs qui jugeaient et généralisaient d'après le résultat brut, de conclure soit au parasitisme de la plante « mycotrophe » (parce que cette fonction avait la prédominance), soit à celui de l'endophyte « parasite » (parce que la fonction sapro-parasitaire du champignon dépassait celle de l'hôtesse), soit à une «symbiose » (parce que les deux actions opposées des deux antagonistes, faussement qualifiés d'amis, étaient à peu près égales).

En résumé, chez toute plante mycotrophe-obligée (jeune) une fois adolescente, et chez toute anamycophyte une fois adulte (puisqu'elle est indemne à l'état jeune,) l'étude de la réaction myco-phagocytaire aussi bien que la fréquence de l'infestation et que la comparaison des moyens d'existence des deux symbiotes, montrent de façon évidente que le champignon, s'il est en même temps une proie pour l'hôtesse, est de son côté à ce moment un sapro-parasite : et notre conclusion sera celle de Gallaud : « il ne saurait y avoir de symbiose harmonique entre la plante et le champignon. Ce dernier est simplement un saprophyte d'ordre spécial, saprophyte interne dans les racines, où le pouvoir digestif des cellules, sans entraver son développement, empêche qu'il ne leur cause des dommages importants. » (1) Mais il est bien entendu que ceci ne s'applique qu'aux adultes à chlorophylle, et que nous mettons à part — réserve que ne faisait point Gallaud — les plantules toutes jeunes issues de graines ou spores pauvres, et quelques adultes sans moyens d'existence autotrophe suffisants.

---

1. Gallaud, Thèse (1904) p. 131.

Sauf dans ce dernier cas, la période d'alliance eusymbiotique ne dure quelques semaines, trois mois au plus, et n'a lieu que pour un nombre relativement restreint de types de plantules. Comment agit dans ce cas l'endophyte ? Nous allons essayer de le rechercher dans le chapitre suivant.

CHAPITRE IV

MODE D'ACTION DE L'ENDOPHYTE

SES RELATIONS AVEC LE SOL

Pour pouvoir émettre une hypothèse sur la nature de l'influence que peut avoir l'endophyte sur la plante hôtesse, il nous faut d'abord nous rendre un compte exact des relations qu'il a avec le substratum ambiant.

Ces relations ne sont ni aussi évidentes ni aussi faciles à établir qu'on pourrait le croire au premier abord ; un premier examen montre en effet chez les arbres mycorhizés, des touffes d'hyphes quittant les racines pour plonger dans le sol, et cet intermédiaire entre la racine et le substratum est si visible, que Frank l'a homologué à un système complet de poils absorbants. Dans les Orchidées, ces relations phyto-telluriques sont bien plus rares, les points d'entrée de l'endophyte étant peu nombreux et les hyphes étant très difficiles à suivre hors de la racine : « Malheureusement il est impossible à cause de la finesse des filaments [de l'humus] de s'assurer de leur continuité avec ceux qu'on rencontre au voisinage des racines ». (1) « Es erscheint eben ganz unmöglich, die Hyphen in jedem Falle... im Boden zu verfolgen. » (2) Ce n'est que récemment que Marcuse et Mac Dougal ont beaucoup étudié cette question, plus délicate qu'elle n'en

1. Gallaud, Thèse p. 71.
2. H. Burgeff, *Die Wurzelpilze der Orchid.*, 1909, pp. 123–124.

a l'air ; d'autres auteurs modernes ont aussi reconnu cette continuité des pelotes endophytiques et du mycelium du sol, notamment Percy Groom, pour le *Thismia :* « It is safe to assume that the exocortical hyphœ act as haustoria for the benefit of the hyphœ lying in cells outside them » (1).

Burgeff (*op. cit.* p. 115) a proposé une ingénieuse méthode consistant à attaquer par un acide faible le sol des Orchidées calcicoles, ce qui dissout le substratum, laissant le réseau des hyphes beaucoup plus facile à suivre; il a dressé aussi un plan (pp. 122-123) donnant l'abondance des communications mycophytiques suivant la région de la racine chez *Platanthera chlorantha.* Enfin nous savons depuis Marcuse (*Inaugur. Dissertat.* Jena 1902) et Burgeff (*op. cit.* pp. 115-118), que les hyphes peuvent se répandre dans le sol en sortant par les poils, ce sont là des hyphes de reproduction, différentes des hyphes de nutrition à sens centripète, — point de vue qu'ont nié quelques auteurs, notamment Gallaud comme nous l'avons dit. Nous avons vu, d'autre part, combien ont été discutées les relations des « mycorhizes ectotrophes » avec les « endotrophes » : je n'y reviendrai pas. Il reste certain que les champignons endophytes restent en relations avec le dehors. Gallaud le reconnaît lui-même sans difficulté (pp. 71-72), mais il ajoute que c'est souvent de façon peu abondante, surtout chez l'adulte d'abord mycotrophe obligatoire lors de sa germination : ce qui s'explique, selon moi : 1° par la cutinisation de la racine à un certain âge, et la répulsion des tissus pour le champignon ; 2° parce que l'endophyte de ces plantes de type mycotrophe obligé, a pénétré dans les tissus radicaux par voie interne, et non exocorticale, puisqu'il infestait déjà l'embryon indifférencié, ou bien par l'intermédiaire du tronçon vivace (rhizome ou bulbe) : à l'époque de la ger-

1. *Annals of Botany*, IX, 1895.

mination, les communications qu'il avait avec le milieu ambiant étaient largement suffisantes, si l'on y joint la digestion de quelques pelotons par les premières Verdauungszellen du suspenseur (Burgeff), pour nourrir quelque temps la minuscule plantule, qui croît si lentement ; (1) mais plus tard le champignon préférant l'état de parasite à celui de nourrice, n'a plus établi de communication avec le dehors (Mollberg, Marcuse) que pour s'évader, et rares ont été les nouvelles relations établies entre la racine et le sol par des hyphes humicoles ambiantes attaquant à leur tour, de l'extérieur, le tissu d'ailleurs plus ou moins cuirassé de subérine. On peut donc comprendre à la fois et concilier la théorie citée plus haut de Marcuse (appliquée à la *plantule*), et l'opinion de Gallaud « qu'ils ne peuvent rien ou presque rien puiser au dehors » (2) ; opinion qui ne me paraît d'ailleurs pas suffisamment établie, et qui s'exagère franchement, lorsqu'il dit (p. 128) : « l'endophyte, dans sa portion intra-radiculaire, mène une vie indépendante de l'extérieur et doit par conséquent emprunter toute sa nourriture à la plante. » Mais je considère comme encore plus exagéré pour l'adulte l'avis de Mac Dougal qui pense que l'endophyte se nourrit largement de l'humus ; cette théorie qui sent son Frank, est combattue par « Magnus et N. Bernard [qui] sont d'avis que le manque de poils radicaux dans le *Neottia* ne saurait être compensé par le rôle absorbant des filaments pénétrants, qui sont fort rares » (3). C'est qu'à ce stade en effet, d'après moi, le champignon n'est plus nourricier, mais, je le répète, sapro-parasite : aussi « les relations avec la portion libre du champignon répandu dans l'humus, tout au moins les relations physiologiques, cessent de bonne

1. C'est là l'opinion de Marcuse, que Burgeff ne paraît pas admettre.
2. *Rev. gén. Bot.* XVII, 1904, p. 109.
3. Gallaud, Thèse citée, p. 106.

heure ». (Gallaud, p. 128). On voit que cette théorie permet d'expliquer tous les faits observés. Elle fournit également une raison satisfaisante à cette observation de Marcuse (sur laquelle j'ai déjà insisté, parce que tous les auteurs l'ont mal utilisée et interprétée) : que dans diverses Orchidées *(O. militaris)* il y a plus de communications par hyphes en octobre qu'en juillet : si le rôle des hyphes chez l'adulte était vraiment nourricier, on ne pourrait pas comprendre comment elles se mettent à abonder précisément au moment où la vie de la plante se ralentit et se réduit de façon considérable. Tandis que notre interprétation ne voit là qu'un plus facile envahissement par le sapro-endophyte, de la racine devenue moins réagissante. D'ailleurs Marcuse en faisant cette observation, a dû forcément considérer deux racines différentes, et il n'a pas le droit de conclure bien nettement, lui-même reconnaissant que la communication de la racine avec les hyphes du sol est très variable.

Quant aux arbres, envahis de façon relativement tardive, toujours irrégulièrement et inconstamment, presque toujours seulement par leurs couches superficielles et mortes, ils ont souvent une grande partie de leurs racines couvertes de champignons qui, par l'abondant développement de leur réseau, donnent l'illusion de constituer un puissant système absorbant reliant le sol aux racines ; nous avons vu combien est fausse cette apparence, professée par Frank comme un principe. Ici, le mycelium vit bien plus du sol que de l'arbre, dont les couches subérisées ne lui fourniraient dans la plupart des cas qu'une nourriture insignifiante (1) : mais ceci reconnu, il ne faut pas juger de l'abondance des échanges de matières, par celle des prétendues communications, qui ne leur sont pas néces-

---

1. « Dans les parois des cellules de l'écorce, le mycelium intercellulaire ne trouverait pas d'ailleurs grand'chose ». (Sarrauw, *Rev. mycol.*, n° 100, 1903, p. 172).

sairement proportionnelles, et dont l'examen anatomique ne permettrait d'ailleurs pas de reconnaître le sens fonctionnel. Schlicht (1) n'en jugeait pas ainsi, lui qui tenait à confirmer la théorie de Frank; Gallaud (p. 126) résume ainsi son système : « Ces champignons sont disposés de façon à relier l'humus au cylindre central de la plante et à servir ainsi d'organe d'absorption au profit de la plante. » Et pour rendre indubitable l'idée d'une eusymbiose, Schlicht nie toute tendance parasitaire des hyphes mycorhiziennes en s'appuyant sur l'incroyable raisonnement que Gallaud résume ainsi (*ibid.*) : « Il fonde son opinion sur le fait que les endophytes ne ressemblent aux parasites connus ni par leurs formes ni par les réactions qu'ils produisent (2) dans les mycorhizes. » Il est difficile de pousser plus loin le manque de sens scientifique. Autant vaudrait nier la découverte de toute plante nouvelle, sous le prétexte qu'elle ne peut pas exister, puisque ce type était inconnu jusque-là.

Etant admis que le système racine-hyphes-sol forme une chaîne continue, mais à transit relativement faible (« les communications des champignons avec le dehors me paraissent insuffisantes, dans bien des cas, pour assurer à la plante l'absorption des éléments nutritifs » (3)), et à sens fort mal déterminé, quelle peut être au juste la nature de l'action exercée dans les cellules de l'hôtesse par la présence du champignon ?

Une des opinions les plus généralement admises, c'est que les hyphes du sol qui se continuent en pelotons endophytiques dans la plante, absorbent en assez grande abondance pour les transmettre à leur hôtesse, l'eau et les sels minéraux du sol ; cette absorption de liquide par les hyphes est d'ailleurs admise sans difficultés par la plupart

1. *Berichte der deutsch. bot. Ges.*, 1888.

2. Ce qui est absolument inexact, comme nous l'avons vu à la suite de Magnus et de Burgeff.

3. Gallaud. Thèse citée, p. 127.

des auteurs (sauf Gallaud) à la suite de Frank, par Stahl notamment : elle est bien dans la nature du champignon. Mais l'accord est loin d'être aussi grand en ce qui concerne l'absorption des éléments azotés du sol par les hyphes. D'après Frank, les azotates ne figuraient pas dans les sels absorbés par le champignon, ce qui semblerait indiquer que celui-ci n'est pas un agent nitrifiant comme maints autres phytoorganismes radicaux ; ce qui n'empêchait pas Frank de comparer un peu plus tard les champignons des mycorhizes aux bacilles fongiques des nodosités de Légumineuses ; au surplus, Nobbe et Hiltner (1899), von Tubeuf et Janse (1897), ont soutenu que le champignon, anaérobie, fixe l'azote de l'air en en faisant des albuminoïdes (Janse), ou celui du sol en le transformant en nitrates (von Tubeuf). Si nous ajoutons que dans l'hypothèse, toute opposée, de la nutrition du champignon aux dépens de la plante (Gallaud), on ignore encore si les albuminoïdes cytoplasmiques sont digérés ou non par l'endophyte, on voit combien nous sommes mal fixés actuellement sur la manière dont se comporte le champignon mycorhizien à l'égard des éléments azotés Il y a trop peu de temps que l'on a retiré de façon certaine et cultivé *in vitro* le champignon endophyte, pour que l'on ait pu formuler encore des conclusions certaines sur sa capacité assimilatrice d'azote; outre les auteurs cités plus haut, on pourra consulter avec profit sur cette question, Burgeff (pp. 195-200), Beijerink (1) et Charlotte Ternetz (2). Je n'ai aucunement fait de recherches sur ce point spécial du mycophytisme ; mais si nous considérons que tous les champignons ont le pouvoir d'assimiler l'azote déjà combiné, et qu'ils se trouvent dans le sol souvent comme nonparasites et même à peine saprophytes (humicoles), je

1. *Landbouwkund. Tijdschr.*, 1904.

2. *Ber. der d. bot. Ges.*, XXII, 1904 ; et *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLIV, 1907.

pense qu'ils ne puisent guère leur azote que dans le sol, et non dans la plante; je n'en dirai pas autant des hydrates de carbone, fort abondants dans ces champignons (la callose est remarquablement développée, et la mise en réserve d'aliments ternaires est si grande, que les endophytes constituent pour ce des vésicules spéciales), et dont une partie notable doit provenir des cellules-hôtesses ; — toutefois il est bien certain que l'endophyte, comme tous les champignons, tire du sol une partie de ses hydrates de carbone. Enfin l'eau avec les sels y dissous, provient au contraire du sol, — idée particulièrement développée par Stahl, — où elle est évidemment bien plus abondante que dans les cellules (c'est même cet afflux qui provoque la turgescence dans les cellules envahies) : en somme, et en tenant compte du peu de communications *physiologiques réelles* qui existent entre la plante mycophyte et le réseau mycélien de l'humus, nous pouvons conclure qu'elle ne gagne que fort peu de chose, et qu'en soustrayant de ce gain les hydrocarbones que l'endophyte lui emprunte, *la plante, somme toute, ne fait que perdre à cette vie symbiotique*, ce qui était aussi la conclusion de Gallaud. La demi-digestion des hyphes dans les Verdauungszellen, qui est suivie de la réapparition de l'amidon dans les cellules, restitue sans doute à la plante une partie des hydrocarbones : mais une restitution n'est pas un gain, et cette Verdauung n'est qu'une réaction bien plus qu'une recherche positive d'aliments ; enfin l'achèvement complet de la digestion des Klumpen, quand elle se produit, achève de restituer à l'hôtesse les éléments qu'elle avait fournis, et sans doute même reste-t-il en fin de compte, dans ce cas seulement, un léger bénéfice à la plante devenue fongivore. Burgeff résume assez bien cette double nutrition symbiotique et de sens contraire, en disant page 126 (je traduis littéralement) : « au champignon arrivé au plus haut point de sa lutte dans les cellules digestives, les matériaux sont fournis par les cellules-hôtesses et celles-ci

elles-mêmes sont approvisionnées par le réseau mycélien externe ».

Mais si le bénéfice, appréciable pour le champignon sans pourtant lui être indispensable, est faible, douteux ou négligeable pour la plante *adulte*, il est nettement établi pour la *plantule* du type orchidéen : ici, l'apport d'eau et de sels est considérable par rapport à la très faible quantité que peut en tirer du sol la plantule sans racine ni poils ; d'autre part, les hydrocarbones et l'azote (en produits figurés) ne constituent que de si faibles quantités de substances dans la jeune plantule, que la masse mycélienne qui occupe les cellules de l'embryon sera aussitôt attaquée par celui-ci (je rappelle que Burgeff a signalé des Verdauungszellen bien organisées près du pôle suspenseur) pour s'en nourrir. En résumé, le champignon est un aliment pour les premiers mois de la germination, et le reste du temps un sapro-parasite, dont la réaction phagocytaire des Verdauungszellen finit par avoir raison et tirer quelque parti : les propriétés nourricières de l'endophyte continuent à pouvoir se manifester pendant la période sapro-parasite adulte, de sorte qu'il exerce à la fois deux actions de sens contraire dont l'une (la dernière, au moins pour l'immense majorité des cas) prédomine pendant la maturité de la plante (« 2e phase » des pages 79, 81) et où l'action nourricière grâce à la Verdauung devient à son tour nette pendant la période fongivore désignée comme « troisième phase » à la page 80-81. Telle est l'histoire de la vie mycophytique. Il est bien évident, en effet, que la plante adulte a des moyens de nutrition beaucoup plus développés que n'en possède le système mycélien (nous mettons à part quelques types exceptionnels et dégradés, comme *Corallorhiza* ou *Epipogon*), et celui-ci s'avère d'autant moins indispensable que beaucoup de plantes sont indifféremment indemnes ou infestées.

Mais il y a peut-être dans l'association mycophytique autre chose qu'une simple question d'apports nutritifs

pondérables, comme nous nous sommes contentés de l'admettre implicitement jusqu'ici. Le champignon, par exemple, pourrait agir comme simple agent transformateur par voie diastasique ; ou bien son action serait plus purement physique encore, et il jouerait le rôle d'un concentrateur, d'un égaliseur d'osmose, etc. La première théorie est difficilement soutenable, l'embryon de type orchidéen étant par trop pauvre en matériaux pour que le concours d'un agent catalyseur puisse lui être de quelque utilité ; aussi bien ne connaît-on qu'à peine, depuis Petri et Shibata, une diastase assez mal définie, à fonction protéolytique, sans doute associée à une cytase permettant l'envahissement intracellulaire : il est indiscutable que l'endophyte produit chez l'hôte des modifications chimiques, mais il semble assez peu probable que ces modifications suffisent à provoquer la germination sans intervention d'éléments matériels étrangers. Il faudra attendre à posséder plus de notions exactes sur cette question qui n'est pas encore au point. L'idée de considérer le champignon moins comme un transporteur de matériaux que comme un modificateur physique de la pression osmotique de la cellule-hôtesse, est au contraire actuellement volontiers adoptée. Dans la première partie, j'ai dit que Burgeff a très longuement insisté (*op. cit.*, pp. 148-167), d'après Malguth, Lüstner et Koch, sur les caractères physiques du « Netztesta » enveloppant l'embryon de la graine, membrane à laquelle il attribue surtout des propriétés d'imperméabilité et de flottabilité, « die Testa fungiert somit als Schwimmapparat » (p. 155) ; et d'après ses expériences, celles de Lüstner et celles de Kamerling, il conclut que ces semences (y compris les spores de Lycopodiacées), qui sont très facilement disséminables (*ibid.*, p. 160), sont d'autant plus difficiles à imprégner par l'eau d'arrosage et à entraîner sous terre de manière à tirer profit de leur facile dissémination : « Plus une graine à test aérifère est imper-

méable, plus elle pénètre difficilement dans le sol » (Burgeff, p. 157) : car les mailles en réseau du test emprisonnent de l'air, et il y en a aussi entre ce test et l'embryon. Nous ne suivrons pas Burgeff dans le développement — excessif à mon sens — qu'il donne à cette idée, avec de nombreuses redites ; notons seulement que, pour lui, le rôle du champignon est de faciliter l'imprégnation de la graine ou de la spore (*ibid.*, p. 162). Cette attraction est sans doute d'origine chimiotactique, et Burgeff a fait quelques recherches à cet égard (*ibid.*, p. 166) ; il a extrait de graines de *Gymnademia conopea* un composé brun partiellement cristallisé, dont il n'ose affirmer la qualité d'agent chimiotropique, — ce qui est prudent, d'autant que la proportion (0 gr. 174) paraît bien forte pour la masse des graines traitées (5 gr.).

Le champignon peut *physiquement* modifier de façon notable le milieu où il vit, grâce aux changements de pression osmotique que son mode de vie lui permet d'exercer : soit que l'afflux d'eau et de sels dans les hyphes augmente sa turgescence (par là cette théorie se relie à celles de Frank et surtout de Stahl), soit qu'il lui suffise de modifier la pression du milieu ambiant par transformation catalytique opérée dans ce milieu (et par là nous nous rapprochons de la théorie diastasique pure de Petri et de Shibata). On sait en effet que la tension superficielle d'un liquide contenant un cristalloïde en dissolution, varie suivant la nature chimique de celui-ci : des poids égaux de deux corps différents dissous dans deux poids identiques de solvant, donneront des solutions qui n'auront point les mêmes constantes osmotiques : l'isotonie n'existera entre elles qu'à la condition qu'elles soient équimoléculaires à la même température. La transformation d'un sucre par voie catalytique, par exemple, sans modifier la quantité pondérable de la matière totale, s'accompagnera donc d'une modification physique dans les constantes tonométriques de la solution. Je n'insisterai d'ailleurs pas sur ces notions qui

ressortissent aux éléments de la Chimie physique, et rappellerai seulement que des applications ont déjà pu en être faites à la biologie par Lœb, Boveri, Delage, de Vries, etc. Comme je n'ai point fait de recherches dans cet ordre d'idées pour étudier le mécanisme possible de l'action osmotisante de l'endophyte, j'émettrai simplement cette hypothèse qu'il se peut que le champignon, par les moyens diastasiques dont il dispose, et sans tenir compte des matériaux supplémentaires qu'il peut fournir ou emprunter, modifie le pouvoir osmotique des cellules en transformant certains des éléments de celles-ci, et que ce changement apporté à la turgescence du système suffise à déterminer la germination et même la faculté d'absorption de la plantule. Malheureusement, nous n'avons encore que beaucoup trop peu de données sur la nature physique et chimique de la membrane mycélienne et sur la composition et la structure des plasmas mycélien et cellulaire, pour pouvoir utiliser actuellement les lois que la chimie physique et la mécanique atomistique mettent à notre disposition.

Quelle que soit l'hypothèse que l'on adopte au sujet du mécanisme de l'action mycélienne (et il est vraisemblable que *plusieurs* de celles que j'ai énumérées entrent en jeu), il est infiniment probable que cette action se réduit surtout, en fin de compte, à une modification dans les rapports osmotiques du système cellules-endophyte — en y adjoignant l'action nutritive des matériaux apportés de l'extérieur par les hyphes. Il est donc permis de penser qu'un milieu de culture ayant une concentration et un pouvoir osmotique convenablement choisis, pourrait se comporter à l'égard du protoplasma de l'embryon comme le fait le champignon, et, par suite, provoquer la germination sans que ce dernier soit indispensable. C'est ce qu'a récemment (1909) vérifié Noël Bernard, qui a été conduit à cette découverte en observant que chez *Bletilla hyacinthilla* (une des rarissimes Orchidées pouvant germer et vivre sans endophytes) les

plantules infestées prennent de l'avance sur celles qui sont indemnes, sans revêtir une forme bien différente, mais simplement en s'allongeant plus vite ; il n'y avait dès lors qu'à rechercher quelles sont, dans la nature, les conditions qui favorisent ce « processus d'élongation », pour pouvoir les assimiler à l'influence mycophytique.

Or, les expériences de Livingston (1) notamment, ont montré que l'allongement des entre-nœuds varie principalement d'après la concentration de la solution de culture, et aussi d'après la température. Des travaux plus récents de N. Bernard lui-même (2), de Laurent (3) et de Molliard (4), ont précisé encore les conditions qui paraissent régir la formation des tubercules, lesquels se produisent si la sève augmente en concentration, sans que les micro-organismes aient à jouer un rôle (4), (5). Bernard avait dans sa thèse (1902) attribué à la mycorhization une importance essentielle dans la tubérisation ; dans une communication à l'Académie des Sciences (*Comptes rendus*, 1902, p. 706), sans abandonner encore l'idée d'une action d'origine symbio-parasitaire, il reconnaît que la tubérisation varie surtout suivant la concentration de la sève. C'est ainsi que Vöchting (6) a montré qu'un sol sec (augmentant la concentration de la sève) et une basse température hâtent et accroissent la formation des tubercules de la Pomme de terre. On s'explique dès lors que primitivement Bernard aussi bien que Heckel pour certaines variétés de *Solanum Maglia* (7), aient pu attribuer la formation de tubercules chez les *Solanum* à la présence de champignons sym-

---

1. Cité par N. Bernard (1909). Voir à la Bibliographie.
2. C. R. Ac. Sc., 1902.
3. *Rev. gén. de Bot.*, 1907, XIX.
4. *C. R. Soc. Biolog.*, 25 oct. 1902, 2 pages.
5. Bernard, *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1909, pp. 162–164.
6. *Botan. Zeitung*, LX, 1902.
7. C. R. Ac. Sc., 26 décembre 1905, p. 1254.

biotes, expliquant ainsi l'irrégularité de la tubérisation lors des résultats obtenus jadis par Clusius et récemment par Heckel : étant donné d'une part que la formation des tubercules est fonction de la concentration du suc végétal (la température étant supposée constante), et que d'autre part l'action des endophytes consiste précisément à modifier la tension osmotique des liquides des tissus, la tubérisation sera le plus souvent le résultat de l'infestation mycélienne, mais il n'y a pas nécessairement dépendance entre ces deux phénomènes (Molliard, Bernard). Si je parle ici de cette question de tubérisation, c'est qu'elle est intimement unie à celle de la germination mycophytique, puisque les embryons d'Orchidées, Lycopodes et autres mycotrophes précoces et obligatoires, évoluent dès le début en protocorme renflé en toupie.

Observons enfin que l'hypothèse de l'action « osmotisante » du champignon s'accorde non seulement avec les observations de Burgeff et de Bernard sur l'imprégnation des graines, leur germination et la tubérisation de la plantule, mais encore avec la statistique établie par Stahl, qui lui a permis de conclure à une étroite relation entre l'infestation de la plante et l'intensité du courant de sève qui la traverse : une plante absorbant et évaporant aisément, et traversée par un fort courant de sève, n'a point besoin de recourir à des artifices particuliers pour provoquer l'afflux des substances du sol, et elle pourra vivre autotrophiquement. Dans toute la question du mycophytisme, le mécanisme de l'action mycotrophique reste encore assez vague, mais paraît bien nettement se résumer partie en un apport nutritif d'eau et de sels (apport appréciable seulement pour la toute jeune plantule), et partie en un accroissement de la turgescence des tissus, accroissement obtenu lui-même par deux causes peut-être : d'une part par l'action purement physique, et modificatrice de la « tonie » du tissu que peut exercer la valeur osmotique propre du champignon ; d'autre part par la transformation

(plus ou moins importante et encore fort mal connue) de certains éléments de la cellule sous une influence diastasique ; modification qui suffirait à changer, elle aussi, la tonie de la cellule indépendamment de l'action osmotisante de l'endophyte (1). Dans tous les cas l'hypertonie ainsi produite provoque un appel d'eau et de matériaux qui détermine la germination de la plantule, incapable sans cela de franchir à elle seule la phase critique de la « mise en train », à moins que les circonstances extérieures n'aient été soigneusement disposées pour lui permettre une vie autotrophe, par exemple l'accroissement de concentration de la solution. On trouvera dans le mémoire (1909) de N. Bernard (pp. 165-176) l'exposition détaillée de ses expériences et de ses mesures à ce sujet. Je dirai seulement qu'il existe pour chaque espèce végétale et pour chaque substance dissoute, une concentration optima ; et que d'autre part un embryon peut s'habituer, par évaporation progressive du liquide, à vivre dans une solution à haute concentration : mais alors la plantule présente d'assez curieuses déformations. Une série spéciale d'expériences a permis à Bernard de vérifier que les champignons endophytes (appartenant au genre *Rhizoctonia*) cultivés isolément sur solution de concentration connue, produisent une notable concentration de la solution « dûe surtout à une inversion partielle du saccharose » (2), ce qui explique leur action hypertonisante dans les tissus infestés.

Disons quelques mots, en finissant ce chapitre, sur quelques points étudiés par Noël Bernard. Parlons d'abord

---

1. N. Bernard fait aussi observer qu'« il est possible, par exemple, que l'élévation de la pression osmotique d'un liquide qui baigne des cellules provoque la mise en liberté dans le suc cellulaire de substances chimiques jusque-là combinées et ayant sur la croissance une action spécifique ». *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1909, pp. 164-165

2. N. Bernard, *Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 175.

du remarquable phénomène de dégradation énergétique qu'il a observé chez les champignons de race endophyte longtemps cultivés de façon pure sur milieu non vivant. Ils vivent fort bien ainsi, sans doute indéfiniment; mais si au bout d'un certain temps, un an par exemple ou davantage, on prélève un peu de ce mycelium cultivé pour l'inoculer à des graines semées aseptiquement, la germination ne se produit que fort mal, et s'il y a très longtemps que le champignon a été retiré d'une racine et cultivé en tube, il est même devenu complètement inerte à l'égard des graines, qui ne germent plus (1). Le tableau publié par Bernard (p. 91) est sur ce point fort instructif, et l'on y peut suivre la dégradation progressive de l'activité germinatrice du mycelium avec l'âge: une culture âgée de cinq mois fait encore parvenir au stade « feuillu » 70 0/0 des plantules auxquelles on l'inocule ; si le champignon isolé compte vingt-neuf mois de culture pure, pas une plantule n'arrive à développer ses feuilles, et 95 embryons sont morts sur 99. « Il a donc fallu admettre que les champignons avaient perdu avec le temps leurs propriétés physiologiques primitives, et que leur *activité* pour faire germer les graines,ne doit pas être un caractère permanent » (*ibid.*, pp. 88-89). Peut être est-ce à cette déperdition progressive du pouvoir germinateur, qu'il faut attribuer l'insuccès obtenu par Bernard (2) avec des tubes préparés et mis dans le commerce par un laboratoire hollandais de mycologie industrielle. Quant à rechercher la cause d'une telle dégradation — comparable, au surplus, à ce qui se produit chez beaucoup de microorganismes bactériens dans les mêmes conditions — c'est une étude fort délicate et très spéciale, que je n'entreprendrai point

1. « Il ne faut pas plus de deux ou trois ans de vie autonome pour que cette activité arrive à être inappréciable. » Id., *ibid.*, p. 104. — Rappelons que Burgeff n'a pas vérifié cette dégénérescence du mycelium libre, exposée à Gand par Bernard dès 1908.

2. *Ibid.* (1909), p. 25, note.

ici, mais qui, probablement, se rattache partie à une modification progressive de la tension osmotique du plasma mycélien quand celui-ci s'est accoutumé à vivre en pur saprophyte à l'air libre, partie aussi peut-être à une destruction lente des principes diastasogènes, qui ne trouvent plus à l'extérieur de substances constamment réagissantes qui excitent leur formation. Le phénomène est réversible, c'est-à-dire que l'on peut rendre à une culture âgée d'endophyte, devenue tout à fait inactive, ses propriétés germinatrices en faisant vivre quelque temps ce champignon dans les tissus d'une racine d'Orchidée : une fois inoculé, « mis en pension » pour ainsi dire, dans ce milieu vivant, il y reprend peu à peu ses propriétés primitives, et après ce stage on peut de nouveau l'extraire et l'employer avec succès pour être inoculé à des embryons ou plantules. Toutefois, l'activité ainsi réacquise ne paraît pas aussi marquée que celle qu'avait le mycelium fraîchement extrait (Bernard, 1909, p. 99), mais il faudrait sur ce point quelques expériences supplémentaires. Il est probable aussi que la réapparition de l'activité germinatrice est proportionnelle au temps passé en pension dans la racine. Enfin, un mycelium isolé et cultivé depuis très longtemps serait peut-être incapable de récupérer ses propriétés germinatrices (ceci n'est qu'une idée personnelle). Ces trois valeurs — durée de la vie en culture pure, durée du stage récupérateur dans une racine, activité germinatrice — sont très probablement reliées entre elles par une formule proportionnelle, mais il faudra quelques expériences supplémentaires pour l'établir nettement.

Un autre principe a été reconnu par Bernard : c'est qu'à chaque type d'Orchidée (je ne veux pourtant pas dire à chaque *espèce* ou à chaque *genre* : dans l'état actuel de nos connaissances, il est tout-à-fait impossible de dire au juste quelle extension il convient de donner à cette expression) correspond une race, variété ou peut-être espèce de champignon qui donne avec ce type d'Orchidée les meilleurs

résultats ; ce n'est pas à dire qu'il n'agisse pas sur des Orchidées un peu différentes, ou qu'un mycelium de race voisine ne puisse donner, lui aussi, de bons résultats : mais il y a un groupement d'effet optimum, et c'est celui qui est réalisé dans la nature. Bernard a essayé d'établir des symbioses anormales : les unes n'ont jamais pu prendre (mémoire 1909, pp. 113-117), d'autres ont plus ou moins réussi, les unes avec des mycelia à pouvoir atténué par leur vie en culture libre, d'autres avec des mycelia bien actifs ; mais ces associations étaient plus ou moins instables, et finissaient souvent par la mort de la plantule hôtesse, envahie par le mycelium devenu franc parasite. « On comprend mieux, d'après cela, que la symbiose soit une condition exceptionnelle dont la réalisation exige un équilibre parfait entre les moyens d'attaque ou de défense des champignons et des plantules (1). » — On comprend aussi la justesse de cette remarque, que la symbiose mycophytique confine de très près à la maladie, et qu'il faut peu de chose pour provoquer un déséquilibrage qui, en dépassant l'« l'angle-limite » d'Elenkin, déclenche la supériorité de l'un des symbiotes, qui prend le dessus.

Burgeff aussi a dressé la liste, pour un certain nombre d'Orchidées, des champignons qui lui paraissent devoir être considérés comme les commensaux typiques des espèces hôtesses respectives. Cette liste est fort différente de celle de Bernard, elle-même différente de celle que le même auteur avait établie en 1905 (2), et qui, elle-même diffère absolument des champignons qu'il indiquait en 1902 dans sa thèse. Ces nombreuses retouches et divergences prouvent l'extrême difficulté de ces recherches, dont nous

---

1. Bernard, *Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 124.
2. C. R. Ac. Sc., 8 mai 1905, p. 1272-1273.

reparlerons plus spécialement dans la dernière partie, traitant de la place des endophytes dans la classification ; il est certain que nous n'avons que fort peu de données positives sur la nature exacte du symbiote mycélien aussi bien que sur son rôle.

CHAPITRE V

VRAIES ET FAUSSES MYCORHIZES

Les moyens d'extension des plantes mycotrophes

Ce court chapitre n'est pas destiné à développer une question homogène, mais à étudier deux questions accessoires quoique importantes, et qui ne pouvaient pas nettement trouver place dans les chapitres précédents.

La première question consistera à nous demander quels sont les cas où l'on peut accorder le titre de mycorhize (pris au sens classique) à une association mycophytique. Comme je l'ai dit pages 83-84, on a certainement beaucoup exagéré la notion de mycorhize eusymbiotique, parce qu'en l'absence d'un bon criterium physiologique, on se trouvait amené à attribuer cette désignation à toute plante envahie dans ses racines par un champignon. Aussi les anciens auteurs surtout ont-ils libéralement attribué des propriétés eusymbiotiques à une foule d'associations mycophytiques. Les *Elaphomyces*, si fréquemment et même si constamment reliés aux racines d'arbres, furent considérés comme symbiotes vrais par Tulasne en 1862, puis par Boudier en 1875, puis par Max Rees (1880-1885). Un autre Ascomycète, particulièrement recherché et par suite bien connu au point de vue de l'habitat, la Truffe, a eu le même sort ; d'après Acloque, les filaments mycéliens formant le revêtement extérieur de la truffe « se montrent en connexion symbiotique avec les radicelles d'arbres amentacés, particulièrement du Chêne, plus rarement du Châtaignier et de

quelques autres espèces. C'est ce qui explique pourquoi les Truffes recherchent avec intransigeance le voisinage des Cupulifères » (1). Le même auteur dit que le *Psalliota campestris* sauvage associe son mycelium filamenteux avec les racines des graminées en mycorhizes, et les graminées sont plus développées et plus vertes par touffes rangées en cercles de sorcières ; mais bientôt elles dépérissent, jaunissent et meurent (2). Jennings et Hanna (3) voient dans le mycelium endophytique de *Corallorhiza innata*, le *Clitocybe infundibuliformis*. Kauffmann (4) a trouvé un *Cortinarius rubipes* (sp. nov.) dont le mycelium était en relations avec des racines de hickory de deux ans et *Celastrus scandens*. On a encore observé des relations ou des alliances syndrydiques chez beaucoup de Cortinaires : *C. anomalus* sur *Tsuga canadensis* ; *C. squamulosus, bolaris, callisteus*, *cærulescens*, sur le Hêtre ; *C. cinnabarius, fulmineus*, sur le Chêne. Au surplus, bien d'autres champignons supérieurs encore ont été signalés comme reliés aux racines d'arbres : « Les relations si positives qui existent entre la présence de nombreuses espèces d'agarics, de bolets et de *Clavaria*, etc., et l'essence particulière de la forêt où naissent ces champignons, nous font soupçonner que le mycelium toujours souterrain de ces espèces est en contact avec les dernières ramifications des végétaux phanérogames, et peut-être faudrait-il attribuer à un état particulier de la plante nourrice [c'est l'arbre pour Lecocq, qui ne considère donc point le mycelium syndrydique comme nourricier pour la racine envahie comme le fera Frank : bien au contraire] le phénomène singulier de stérilité que présentent quelquefois tout à coup et complètement des champignons de même espèce

---

1. A. Acloque, *Cosmos*, n° 1137, 10 novembre 1906, p. 512.
2. *Cosmos*, n° 1115, 9 juin 1906, p. 626.
3. *Scient. proc. of the royal Dublin Society*, IX, 1899,
4. *The Botanic. Gaz.* Jul. 1906, pp. 208–214.

qui se trouvent dépourvus de sporules. » (1) Si Lecocq ne voit là, sans le dire explicitement, qu'un cas de parasitisme des champignons, les autres botanistes concluaient généralement à une association stable et à bénéfices réciproques ; il est de fait que l'on se demande où arrêter la notion de mycophytisme eusymbiotique et faire commencer celle de parasitisme, j'ai assez longuement insisté là-dessus dans la IIIe partie, chapitre III.

Noack (2) a signalé comme champignons mycorhiziens, des *Geaster*, *Agaricus*, *Lactarius*, *Cortinarius* (comme Kaufmann). Il est certain qu'on en arrive forcément à considérer toute réunion d'une racine et d'un champignon comme une mycorhize bien définie, si l'on ne cherche pas dans le développement complet de ces deux êtres un indice plus précis d'eusymbiose, distinguant l'association mycophytique d'un parasitisme.

Mais cependant, si l'on suit la description que fait Acloque de la végétation des Graminées envahies par le *Psalliota*, graminées qui finissent par mourir en formant des ronds de sorcières, si l'on observe qu'en outre ces plantes peuvent très bien vivre — et prospérer — sans mycelium, comme le *Psalliota* de son côté vit sans racines-hôtesses, bref qu'aucun de ces deux végétaux n'est indispensable à l'autre et qu'au contraire leur union amène la mort de l'un : alors on sera bien forcé de reconnaître que ce prétendu cas de mycorhization est un exemple du plus pur parasitisme accidentel. Si l'on veut voir de vraies mycorhizes partout où il y a une racine et un champignon (3), il n'y a plus de raison pour s'arrêter, et, comme je l'ai dit,

---

1. Lecocq, *Études de géogr. botan.*, III, pp. 225-226.

2. Cité par Schimper (*Pflanzengeographie*, 1898, p. 121). — In *Botan. Zeit.*, 1889. pp. 389-397.

3. Et voilà pourquoi ce mot est à condamner, puisqu'il englobe *a priori* toute réunion de ces deux organismes par le seul fait qu'ils sont en contact.

s'il prend fantaisie à un botaniste d'attribuer au Pin envahi par l'*Armillaria* la dénomination de mycorhize ou de mycostèle, il sera impossible de démontrer le mal-fondé d'une telle conception — pourtant manifestement absurde. L'union de racines de *Quercus* et d'hyphes de *Tuber* ne saurait procurer qu'un bénéfice unilatéral et tout en faveur de la Truffe : le seul fait que celle-ci arrive dans ces conditions à fructifier en périthèce, stade auquel l'expérience n'arrive que de façon si longue et si difficile (car il faut des années de très lent développement souterrain, tout comme à un protocorme de Lycopode ou de *Neottia*), montre assez que le mycelium est admirablement hébergé et nourri, et que l'arbre (999 fois sur 1000 privé de la présence de la truffe) ne tire aucun profit du champignon. Je viens de comparer le périthèce hypogée de *Tuber* à un protocorme de plante vasculaire : son union mycosyndrydique n'est donc comparable à une vraie mycorhize qu'à la condition fort singulière d'attribuer ici à l'arbre le rôle nourricier que joue l'endophyte chez la toute jeune Orchidée, et au champignon le rôle de nourrisson qui chez les Orchidées est dévolu à l'embryon : autrement dit, et comme le prouvent l'opinion de Lecocq comparée à celle de Frank et le tableau des deux catégories de mycophytes que j'ai dressé à la p. 81, on a ici un exemple d'*antimycorhize*. Chez un *Quercus* exceptionnellement envahi par un *Tuber* ne pouvant évoluer que grâce à lui en forme périthéciale parfaite, celui-là se passant de celui ci et ce dernier par contre ne pouvant achever son développement sans son concours, il ne saurait y avoir un véritable mycophytisme eusymbiotique : c'est simplement un parasitisme bénin, plus constant et plus nécessaire que celui qu'on a pu exceptionnellement signaler chez des Agaricinées ou autres Hyménomycètes supérieurs (v. pages précédentes), mais qui est bien de même ordre. J'en dirai donc autant pour la grande majorité des Champignons supérieurs d'une part, et de l'autre pour les arbres à mycorhization tardive,

inconstante et ectotrophique ; il n'y a là qu'une apparence de véritable association dans un sens eusymbiotique, et la regrettable fortune du terme, pourtant commode — malheureusement trop commode — créé par Frank, a fait confondre avec les vrais cas de mycosymbiose obligatoire et sans exception, une foule de cas sans intérêt, simples manifestations d'un vague parasitisme (*fausses mycorhizes* des Agaricinées), ou bien des cas, plus intéressants, de vrai mycophytisme, mais où le trophisme s'opère en sens inverse de celui des embryons pauvres et mycotrophes (on a alors les *antimycorhizes* du type *Tuber* ou *Elaphomyces*). D'ailleurs, je suis le premier à reconnaître qu'il est parfois à peu près impossible de distinguer ces fausses mycorhizes ou ces antimycorhizes, des vraies associations mycotrophiques du type Orchidée.

Un autre point tout différent et sur lequel je désire attirer l'attention, est la faculté de reproduction et d'extension des plantes obligatoirement mycotrophes. Nous avons vu que ces plantes sont à peu près toujours vivaces et multipliables par bourgeonnement de leurs rhizômes ou tubercules ; nous n'y reviendrons pas. Mais leurs graines ou leurs spores, qui sont toujours minuscules, sans réserves, mal imprégnables grâce à leur test spécial, à embryon rudimentaire, sont remarquables par leur nombre et l'extrême facilité de leur dissémination. Les graines de *Dendrobium antennatum* ne pèsent que 1/200 de milligramme, d'après Beccari. Alors que les graines riches des plantes anamycophytes (Crucifères, Joncées, Graminées, Papilionacées) sont peu ou très peu nombreuses parce qu'elles germent à peu près toutes et très facilement, celles des Orchidées, par exemple, sont en nombre prodigieux : d'après Darwin, un pied de *Cephalanthera grandiflora* porte dans ses quatre capsules 24.000 graines, *Orchis masculu* 190.000 en 30 capsules ; et ces chiffres sont encore bien faibles à côté du *Maxillaria*, où Fritz Müller

a compté 1.756.400 graines par capsule, et il y en a douze par pied ; quant au genre *Acropera*, il posséderait d'après Darwin 74 millions de graines par pied (1). Naturellement, Darwin part de ces chiffres pour déduire et présenter, suivant son habitude, les résultats sensationnels et vraiment fantastiques auxquels on arriverait *si* les graines germaient toutes — sans observer que lorsqu'on risque un *si* et un conditionnel on a aussi le droit de contrebalancer cette hypothèse en en ajoutant une autre, et de dire que si toutes les graines d'une Orchidée étaient douées du pouvoir germinatif, elles seraient très probablement beaucoup moins nombreuses. Mais enfin, dans l'espèce, les graines d'une Orchidée, très nombreuses, sont très disséminables, grâce, dans certains genres à des sortes d'élatères microscopiques, les *Schleuderhaare* de Pfitzer ; et cette facilité de dissémination est à la fois favorable et fatale à l'extension de la plante : favorable parce que les graines en se répandant sur un grand territoire, peuvent avoir des chances de rencontrer des régions de sol riches en champignons, où elles pourront germer ; fatale, ou au moins périlleuse, parce que beaucoup d'entre elles quittant la région mycorhizée où croît la plante-mère, seront peut-être emportées par le vent sur des terrains mal disposés pour favoriser leur germination (faute de mycelium approprié, qui, lui, ne se répand pas au loin par spores, mais ne peut que gagner faiblement sous terre de proche en proche). En se prêtant à une facile dissémination, les semences pauvres, légères et minuscules jouent donc le tout pour le tout, et il faut qu'elles soient très nombreuses pour que la plantemère ait des chances d'en voir réussir à germer.

---

1. Toutefois, je ne cherche point à dissimuler que plusieurs plantes autotrophes ou du moins facultativement mycophytes, ont des semences presque aussi nombreuses : le pavot a 32.000 graines d'après Ray, le tabac 360 000, *Verbascum thapsus* 333.000, *Digitalis purpurea* 442.000, *Scrofularia aquatica* 600.000, *Epilobium hirsutum* 726.241 (ce dernier nombre me paraît bien fort), par pied.

A vrai dire, la germination de la graine en plantule mycorhizée souterraine n'est pas rare, Noël Bernard ayant ainsi trouvé en quantités considérables (cf. sa thèse, 1902) le *Neottia* à cet état, bien que cette Orchidée soit considérée comme plutôt rare ; mais peu d'entre ces plantules arrivent à l'état adulte et épigée, soit qu'elles meurent bientôt, soit qu'elles restent toute leur vie (qui est de dix à vingt ans) sous terre, même pour fructifier. Il est curieux que dans ce dernier cas les graines qui se voient forcées de demeurer sur le lieu de leur formation, c'est-à-dire en sol mycélisé, n'y germent pas toutes en donnant ainsi, en une seule génération, une forêt de *Neottia*, par milliers sur quelques décimètres carrés ; il est probable que ces semences de formation hypogée présentent par suite de leur origine quelque malformation qui les rend incapables de croître en plantules bien développées. Mais pour les graines formées en fruits épigées, on voit qu'en fait le pourcentage des germinations doit être relativement élevé, tout au moins notable et appréciable, pour celles des graines qui sont tombées en terrain favorable (quant à ce dernier point, il est impossible d'évaluer la proportion, très variable suivant les circonstances) ; mais ces germinations s'arrêtent sans doute assez vite, ou bien restent souterraines et pratiquement stériles : car le nombre des plantes adultes est relativement peu élevé, surtout si l'on considère qu'elles ont déjà des moyens végétatifs de multiplication. Et l'on peut dire la même chose de beaucoup d'autres plantes que les Orchidées : toutes celles qui sont à graines ou spores pauvres, rudimentaires, nombreuses et disséminables, n'utilisent finalement qu'un nombre infime de ces semences, dont le grand nombre est la seule chance qui permette à quelques-unes d'entre elles de réussir par hasard à germer si elles tombent au milieu de circonstances favorables. Au contraire les plantes anamycophytes et à spores ou graines germant aisément, sont beaucoup plus répandues malgré leur durée souvent annuelle, ou bien elles ont peu de

semences : la plupart des Mousses, par exemple, ont moins de spores que les Lycopodes : or il n'y a aucune comparaison possible entre l'abondance des unes (dont beaucoup, cependant, meurent avant un an) et la rareté des autres, pourtant vivaces (1) ; de même les Ophioglossées et Botrychiées sont infiniment plus rares que les Polypodiacées, les Orchidées indigènes que les Scrofularinées — cela bien que les moyens de reproduction soient à peu près les mêmes dans chacun des groupes mis en parallèle. Comme je l'ai dit p. 110 les plantes à mycorhizes sont toujours relativement rares.

Au surplus, la même notion générale est applicable à la plupart des champignons : leurs spores microscopiques, inaptes à assimiler le carbone, séparées de l'humidité et des substances ambiantes par une membrane se laissant difficilement entamer par un spore germinatif, ne germent en tube mycélien que dans une proportion incroyablement infime : les feuillets d'un *Psalliota*, par exemple, portent un nombre formidable de spores, se chiffrant sans doute par millions : c'est-à dire que les quelques dizaines d'individus groupés en un « rond » couvriraient des hectares si chaque spore germait ; or ce champignon, si « commun » que l'indiquent les mycologues (qui ne font allusion qu'à la fréquence relative des champignons comparés entre eux), est en fait peu abondant, localisé, et un are de terrain par exemple, qui portera une dizaine d'exemplaires, portera par centaines et par milliers quantité d'autres espèces végétales. Encore devons-nous ajouter que ces champignons groupés en un « rond de sorcières » plus ou moins marqué, ne sont que des expansions épigées d'une même masse mycélienne souterraine issue d'une seule spore (2),

1. Le cas extraordinaire, mais non exceptionnel, du *Buxbaumia aphylla*, vivace et dont les spores sont très peu nombreuses, a été étudié au chapitre IV, § 2 de la deuxième partie, pp. 131-132.

2. Il faut toutefois tenir compte qu'il peut y avoir un certain nombre de stromas souterrains, ne se manifestant pas aux yeux, et qui sont autant de produits de spores; mais ils doivent être assez peu nombreux.

et que c'est toujours cette même masse, vivace, qui pendant plusieurs années fournira des chapeaux. On n'exagérerait pas en disant que chez les champignons supérieurs, il n'y a pas une spore sur cent millions, peut-être pas une sur un milliard, qui germe. C'est dire que la spore ne remplit la fonction à laquelle elle est théoriquement destinée, que d'une manière tellement rare et exceptionnelle, que l'on peut affirmer — si paradoxal que le fait paraisse — que plus une plante est pourvue de semences et parait ainsi parfaite reproductrice, moins celles-ci remplissent leur rôle : et chez les végétaux vivaces, rares, à développement hypogée au début et à semences très nombreuses, le rôle reproducteur de celles-ci au lieu d'être généralement rempli comme l'indiquent les ouvrages et la théorie, n'est qu'une infime et négligeable exception, presque accidentelle. Ceci est une question de biologie générale, qui n'est d'ailleurs pas absolument nouvelle ; mais je lui ai donné place ici parce qu'elle se rattache, comme on voit, au problème mycorhizien.

QUATRIÈME PARTIE

APPENDICE

LES MYCORHIZES ET LA CLASSIFICATION

Dès que Reissek eut vu le premier (1846) des formations spéciales endophytiques et qu'il en eut reconnu la nature mycélienne, il chercha à déterminer spécifiquement ce champignon : il y a donc deux tiers de siècle que les premiers travaux à ce sujet ont été entrepris, et la question reste encore aujourd'hui très indécise.

On peut chercher à reconnaître le genre et l'espèce du champignon soit en examinant ses caractères végétatifs et reproducteurs dans les cellules envahies, soit en le suivant hors de la racine et en cherchant à voir si le mycelium, une fois dans le sol, ne présente pas une forme fructifiante ou sporifère dite « parfaite » et se rattachant à un type facilement reconnaissable, soit enfin en cherchant à extraire l'endophyte, à l'isoler et à le cultiver de façon pure, afin que l'aspect de la culture et ses fructifications, s'il s'en produit, puissent permettre de le déterminer plus facilement que dans les cellules. De là les trois méthodes qui, jusqu'à ces dernières années, ont presque toujours été employées simultanément.

L'examen de l'endophyte *in situ* exigerait pour être concluant, d'abord des caractères végétatifs bien constants pour un type donné, ensuite la présence des organes reproducteurs, base des clefs dichotomiques depuis que le

nombre des mycètes filamenteux connus s'est accru si prodigieusement. Si nous étudions séparément ces deux points, nous voyons que les caractères de l'appareil végétatif, c'est-à-dire du tube mycélien, ne peuvent donner à peu près aucune indication précise, d'abord parce que les particularités de forme que présente le filament ne sont qu'en tout petit nombre, comparées à la quantité des espèces mycéliennes connues ; ensuite parce que ces caractères ne sont pas constants. Les plus importants seraient le cloisonnement de l'hyphe (et le nombre des noyaux par article), le diamètre de celle-ci, son pelotonnement, sa ramification, l'existence ou l'absence de renflements et constrictions, la présence de ponts ou boucles d'anastomose du type basidiomycète, enfin l'épaisseur et la nature chimique de la membrane : voilà, je crois, tous les caractères végétatifs observables. Or, cela en fait trop peu pour permettre de serrer d'un peu près la détermination du genre, surtout si l'on considère que la vie intra-cellulaire doit en modifier quelques-uns, et rendre peut-être méconnaissable un mycelium dont la forme libre serait bien connue.

Mais, de plus, ces caractères ne sont pas constants même dans les endophytes de deux plantes très voisines, parfois chez une même plante ; Magnus, Gallaud, Janse, Shibata, et d'une manière générale presque tous les auteurs qui ont écrit sur la question dans ces quinze dernières années, ont produit à ce sujet de nombreuses observations, qu'il est impossible de relater toutes ici. Pour s'en tenir à quelques résultats, Gallaud a vu varier le diamètre de l'endophyte depuis 2 μ 5 jusqu'à 25 μ ; ce diamètre diminue à mesure que l'hyphe pénètre plus profondément, sauf chez les Orchidées ; il y a constriction au niveau des membranes traversées, mais non dans les trajets libres ; les pelotons se forment dans les Pilzwirtzellen et les Verdauungszellen de l'écorce moyenne et interne, mais non dans les cellules de passage superficielles : de sorte qu'on ne peut savoir

quel est le vrai type morphologique normal du champignon; nous devons toutefois admettre que la forme libre végète en pelotons, car de telles formations ont été obtenues en culture pure par N. Bernard : « Autrefois, j'ai cru que le pelotonnement était un mode de végétation caractéristique de la vie dans les cellules et directement entraîné par elle. Il n'en est rien, puisque des pelotons peuvent se former sur des milieux de culture, etc. » (1). L'épaisseur et la coloration de la membrane sont très grandes dans la portion non pelotonnée, mais cette membrane devient mince et hyaline, bien qu'encore cutinisée sauf dans les parties toutes jeunes; l'étude chimique la montre d'ailleurs imprégnée de callose et de composés pectiques, mais sans cellulose (sauf dans les Klumpen du *Limodorum*), d'où Gallaud conclut, d'après Mangin, que les endophytes doivent être des Basidiomycètes ou des Ascomycètes. Le cloisonnement des filaments est fort irrégulier et varie suivant le degré de pénétration de l'endophyte ; toutefois Shibata et Gallaud estiment que l'espèce libre doit normalement être cloisonnée, ce qui confirmerait la conclusion précédente. Le mode de ramification ne donne aucune indication bien appréciable, d'autant qu'il doit être tout à fait sous la dépendance du mode de vie tout spécial du mycelium, c'est-à-dire sans valeur taxonomique. Les soudures et anastomoses entre hyphes voisines sont aussi un caractère tout secondaire dû à l'adaptation, et se produisant particulièrement lorsque le champignon vit dans une solution qui n'est pas son milieu de séjour normal (2). Les ponts ou boucles d'anastomoses de différents types (Schnallen, Brücken-anastomosen) entre articles successifs d'une même hyphe, si caractéristiques des Basidiomycètes sans l'être pourtant de façon très exclusive, nous fournissent un indice précieux sur le groupe auquel rapporter les endo-

1. *Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 27. — Voir aussi p. 228 du présent travail.
2. H. Burgeff, *Die Wurzelpilze der Orchideen*, 1909, p. 125.

phytes chez lesquels on a signalé de telles formations : par exemple chez *Pirola* (Udalrich Kramar) (1), *Listera cordata* (Chodat et Lendner), *Corallorhiza* (Mac Dougal, Burgeff), et dans le mycelium âgé de *Neottia* (Thèse Bernard, p. 57) ; mais ces formations sont assez rares, et en tout cas ne donnent qu'une indication très approximative et bien trop lâche. Les particularités spéciales enfin, qui caractérisent les hyphes de quelques rares mucédinées comme *Polythrincium*, etc., n'ont pas été retrouvées dans les endophytes. Bref, les seules conclusions que nous puissions tirer de l'étude de leurs hyphes, c'est que les champignons des mycorhizes appartiennent presque tous et presque sûrement aux Ascomycètes et aux Basidiomycètes, et que quelques-uns font certainement partie de ce dernier groupe.

Si l'on pouvait observer *in situ* des organes reproducteurs, bien moins variables d'ailleurs avec les circonstances que l'appareil végétatif, on pourrait formuler des conclusions beaucoup plus précises. Les premiers observateurs ont cru, dès le début, voir des sporanges et spores de diverses sortes : Schlacht (2) en a indiqué dans *Limodorum ;* Mollberg n'observa pas de fructifications dans le mycelium endophytique, car il eut le mérite de ne pas prendre pour des organes reproducteurs les vésicules qu'il a fort bien vues et décrites dans *Epipactis latifolia* et *Platanthera bifolia ;* mais Bernatsky (3), Bruchmann, Gœbel (voir thèse Gallaud, p. 79), les ont considérées comme des organes reproducteurs de divers types ; à plus forte raison, les arbuscules une fois attaqués, plus ou moins digérés, et devenus par suite méconnaissables et

---

1. Voy. fig. 12, pl. II ; voir également le *Cladosporium humifaciens* à boucles dans Wollny (trad. Henry), p. 133.

2. *Monatsberichte der Berlin. Akadem. der Wissensch.*, 1854, p, 382.

3. *Természetr. Füzetek*, XXII, 1899 (hongrois et allemand. Résumé allemand dans les *Beih. zur botan. Centrabl.*, IX, 1900).

difficiles à interpréter, ont-ils été pris pour des sporanges ou des spores : les noms de « sporangioles » ou de « prosporoïdes » qui leur ont été donnés — et qui ont été conservés par des auteurs qui, pourtant, ne croyaient aucunement à un tel rôle, comme Janse, Petri et Gallaud — le prouvent suffisamment. Rien de plus variable d'ailleurs que la taille de ces productions, qui, d'après Gallaud, varient de 1 μ 5 à 50 μ (p. 31), ou même 60 μ (p. 24); dans *Selaginella*, observé par Janse (p. 63 de son mémoire), elles ont 8 μ. De telles variations ne sont pas en rapport avec la constance ordinairement très grande de la dimension des spores; d'ailleurs, depuis que les auteurs cités plus haut en ont étudié avec détails l'évolution, personne n'attribue plus le moindre rôle reproducteur à ces formations (1). Bien entendu, les Klumpen produits par la dégénérescence des pelotons, ont été pris aussi pour des spores, notamment par Wahrlich. Il faut compter aussi avec les fausses mycorhizes, les saproparasites d'invasion accidentelle et qui, très souvent, sont sporifères : Correns (2) a décrit les spores elliptiques et cannelées d'un *Schinzia scirpicola* Corr. produisant des excroissances sur les racines de *Scirpus pauciflorus*, mais il n'y a aucune raison pour voir dans ce champignon non plus que dans les *Entorhiza* ou *Frankia*, de vrais endophytes comparables à ceux des Orchidées. Les périthèces observés par Lecomte (3) dans les « mycorhizes » à conidies cloisonnées d'un noisetier, appartiennent à une Sphériacée, c'est-à-dire que c'est un parasite plus ou moins bénin, mais qui ne saurait être homologué à l'endophyte eusymbiotique des embryons souterrains. Gallaud (4) a trouvé des chlamydospores dans les cellules du voile de *Dendrobium Pierardi* et *Cypripedium barbatum ;* mais il ne peut affirmer

1. Voir cependant la note de la page suivante.
2. *Hedwigia*, 1897, p. 39.
3. Cité par Acloque, *Cosmos*, n° 1137, 1906.
4. C. R. Ac. Sc., 22 février 1904, p. 514.

que les filaments qui les portaient fussent bien en continuité avec les endophytes de la racine. Aussi dit-il en fin de compte dans sa thèse (p. 112) « les organes reproducteurs manquent d'une façon absolument constante dans les mycorhizes » ; et dans un de ses plus récents travaux, N. Bernard formulait-il cet arrêt : « Jamais le champignon ne forme de spores ni d'organes reproducteurs d'aucune sorte dans les tissus de plantes en bon état » (1). Ceci n'est pas exact, d'après les observations de Mac Dougal, Marcuse et Burgeff : ce dernier, en particulier, a constaté qu'une partie des « Emissionshyphen » qui émigrent à l'extérieur par les poils absorbants, sont renflées en articles très réfringents « perlschnurartige », et les hyphes reproductrices qui les forment sont très riches en plasma, d'environ 10 μ de diamètre ; Burgelf les considère comme exactement homologues des « reproduktiven Kurzhyphen » qu'il obtenait en culture pure ; environ 20 à 30 0/0 des poils présenteraient, en toute saison, ces formations. Ces chapelets de spores sont chose trop banale pour que leur examen puisse permettre d'en tirer parti pour la classification. Il faut donc chercher à observer des formes de reproduction plus caractérisques, et pour cela les rechercher en dehors des tissus infestés.

Le procédé qui consiste à suivre le mycelium hors de la racine et à voir ce qu'il donne à l'air libre ou dans le sol, prête le flanc à trop de critiques et d'incertitudes, comme nous l'avons vu dans les chapitres IV et V de la troisième partie. Aussi la méthode que l'on a le plus employée pour étudier le champignon *seul*, consiste-t-elle à l'isoler par prélèvement, et à en faire une culture pure que l'on

1. *Ann. Sc. nat.*, 1909, p. 25. Depuis, dans son mémoire posthume, de 1911 *(les Mycorhizes des* Solanum), il annonçait qu'il avait obtenu la germination en un tube mycélien, des « vésicules » décrites par Gallaud, formations tardives et enkystées jouant un rôle de réserve. Mais ceci ne suffit pas pour caractériser une spore *stricto sensu*.

peut suivre facilement et espérer voir fructifier. Disons cependant quelques mots sur les champignons du sol qu'on peut suivre jusqu'au contact de la racine.

Dans le chapitre V de la troisième partie, j'ai signalé que le mycophytisme chez certains champignons supérieurs paraissait n'être qu'un véritable parasitisme de forme très bénigne, infestant de façon tardive et rare, à bénéfice franchement unilatéral en faveur du champignon, ce qui dans certains cas pouvait être considéré comme une « anti-mycorhize » — contrairement à l'opinion de Vittadini, qui dès 1843 voulait au contraire que ce soient les racines qui se nourrissent aux dépens des *Elaphomyces*, devançant de quarante ans la systématisation que Frank devait donner à cette idée. C'est dans les formes humicoles de champignons inférieurs et très hétérotrophes-saprophytes, qu'il faut probablement rechercher les espèces propres à former des associations mycophytiques.

Oudemans et Köning ont assez récemment fait un beau travail sur la flore mycologique de l'humus (1). Après avoir reconnu que « quand on soumet à l'examen microscopique même superficiel l'humus de nos bois, on y reconnaît partout et en toutes directions des filaments de mycelium », ils signalent un grand nombre d'espèces dont beaucoup inconnues avant eux, et s'occupent de leur rôle surtout au point de vue du processus de la décomposition de l'humus ; la grande rareté des bactéries anaérobies indiquait que l'humus était en voie d'oxydation, donnant ce que Früh et Schröter dans leur important travail sur les tourbières (2), appellent *l'humus doux* (milder Humus). Quant aux résultats taxonomiques qu'ils ont obtenus, ils consistent en la détermination de 45 espèces, toutes diagnosées en latin et figurées, la plupart étant des Hyphomycètes, dont 31 sont nouvelles et nommées par Oudemans ;

1. *Arch. néerland. des Sc. exactes et natur.*, 1902, pp. 266-298, 11 pl.
2. *Die Moore der Schweiz* (Beitr. zur Geolog. der Schweiz), Berne, 1904.

il y a 8 Mucoracées, 3 Sphæropsidées, les 34 autres sont des Mucédinées ; 5 *Penicillum*, 4 *Mortierella*, 4 *Monilia*, 3 *Mucor*, 3 *Cephalosporium*, 3 *Spicaria*, 2 *Aspergillus*, 2 *Chætomella*, 2 *Stysanus ;* il nomme aussi un *Trichoderma* et un *Arthrobotrys*. On voit que c'est une végétation peu caractéristique, et qui ne peut guère nous faire soupçonner auxquelles de ces formes banales on doit rapporter les champignons des mycorhizes. « Le sol de la bruyère ne contient ni bactéries ni hyphomycètes spécifiques, bien que je doive faire remarquer que bien souvent j'ai pu isoler des radicelles de *Calluna* et de la terre avoisinante, un champignon appartenant au genre *Penicillum* » (*loc. cit.* p. 270). Les trois genres *Mucor*, *Aspergillus* et *Penicillum* avaient été seuls indiqués, en 1897, dans « Die Zersetzung der organisch. Stoffe und die Humusbildungen mit Rücksicht auf die Bodenkultur, Heidelberg, 1897 » (cité par Oudemans et Köning, *loc. cit.*, p. 267). En 1903, Moëller (1) a rapporté à des mycorhizes de Sapins quatre *Mucor* (M. Plumbeus = spinosus, M. Moëlleri, M. racemosus, M. Ramannianus). Plus récemment encore, Lendner dans *les Mucorinées de la Suisse* (2) énumère 62 cultures faites avec des ensemencements terreux recueillis en divers endroits, et qui lui ont fourni soit des Périsporiacées (qu'il ne nomme point), soit des Mucorinées (21 espèces nommées, plus quelques genres sans nom d'espèces), où dominent *Mucor* et *Absidia*. Relevons en passant la singulière affirmation de Reinitzer (3) qui dit que « ni les *Penicillum* ni aucun autre genre de champignons ne peut croître dans l'humus proprement dit, et cela même quand on les ensemence dans des sols de forêt naturellement riches en champignons. D'un autre côté, les champignons se mettent à

1. *Zeitschr. fur Forst. und Jagdwesen*, 1903, p. 330.
2. III[e] vol. des *Matér. pour la flore cryptog. de la Suisse*, Wyss à Berne, 1908.
3. *Bot. Zeit. Jahrg.*, 1900, pp. 59-78.

s'y développer avec vigueur si l'on ajoute à l'humus quelque autre substance organique » (1). On voit, en résumé, que la statistique des sols humeux donne un grand nombre de formes banales, ce qui n'est pas pour nous surprendre ; mais aucun auteur n'a suivi nettement la relation entre l'endophyte et quelqu'un de ces champignons humicoles, excepté peut-être pour les *Mucor* des sapins (Moëller), ce qui n'a rien d'invraisemblable d'ailleurs ni rien d'instructif, puisque d'une part ce mycelium est signalé par tous les auteurs précités comme extrêmement commun dans le sol, et que d'autre part les arbres étant tardivement et facultativement mycorhizés peuvent être envahis par le premier champignon venu ou peu s'en faut. C'est donc à la méthode de culture pure par extraction qu'il faudra nous adresser pour avoir quelques chances de reconnaître la nature spécifique exacte du phytomycète.

C'est d'ailleurs cette méthode qui a été le plus souvent employée, et cela dès les débuts : dès 1846, en effet, Reissek cherchait à isoler et à cultiver le champignon de l'*Orchis Morio*. Il est à peine besoin de dire qu'à cette époque on n'avait aucune idée de l'asepsie rigoureuse et des chances de contamination des cultures ; même après que Lister, Pasteur et leur école eurent complètement édifié la technique pastorienne du prélèvement et de l'ensemencement aseptiques, il fallut encore longtemps aux botanistes pour arriver à vaincre les difficultés spéciales qu'exige un prélèvement aseptique de substance solide logée dans l'intérieur d'un organe ; le mémoire de Matruchot et Molliard, sur la fermentation propre (3), donne une idée de ces difficultés, du tour de main qu'elles exigent et des précautions qu'il faut prendre pour pratiquer à coup sûr l'extraction aseptique d'un fragment de tissu interne. Aussi peut-on affirmer sans

1. *Rev. mycolog.*, n° 98, avril 1903, p. 93.
2. Lecoco, *op. cit.*, t. IV, p. 86.
3. *Rev. génér. de Botan.*, 1902.

hésiter que toutes les tentatives de prélèvement mycorhizien et d'ensemencement cultural qui ont été faites avant 1900 au moins, sont très sujettes à suspicion, et qu'il n'est même pas d'une sévérité exagérée de les rejeter purement et simplement comme nulles et non avenues. La culture de Reissek lui donnait une forme à spores quadri-cellulaires qu'il appela *Fusisporium endorhizum*. Wahrlich en 1886 (1) tenta aussi la culture de l'endophyte en mettant des coupes minces de racines sur un milieu nutritif (moût de raisin), et obtint deux *Nectria*. Bien plus récemment, Chodat et Lendner ont procédé d'une façon encore plus rudimentaire : « Nous avons cultivé ces racines dans l'eau de fontaine et bientôt elles se sont entourées d'un feutrage blanc dont on pouvait nettement établir la continuité avec les pelotes corticales (2). » On peut objecter que c'est peut-être au contraire une infestation venant de l'eau extérieure, qui a envahi la racine : l'expérience de Gallaud qui a contaminé la surface d'une racine à voile d'Orchidée au moyen de spores de champignons *vivant à la surface* d'*Orchis purpurea*, et qui a vu ce mycelium envahir aisément les tissus comme un véritable endophyte spécifique (3), le prouve suffisamment ; et Gallaud lui-même y fait allusion page 120, après avoir fait la critique (p. 112) du mode opératoire de Wahrlich. Quand, après cela, Chodat et Lendner viennent de se porter garants que « l'opinion de Frank, qui attribue à un manque de soins les résultats de Wahrlich, ne saurait être soutenue », il est permis de penser que Frank, au contraire, a pour une fois parfaitement raison. Ce dernier, bien entendu, n'a lui-même pas échappé à l'erreur commune, et il a voulu faire de ses champignons mycorhiziens un genre *Mykorhiza*, qui figure en 1888 dans l'ouvrage de Costantin, *les Mucé-*

1. *Beitr. zur Kenntn. der Orchideenpilze.* — *Botan. Zeitung*, 1886.
2. *Rev. mycol.*, n° 77, 1898, p. 12.
3. *Rev. génér. de Botan.*, XVII, 1904, p. 101.

dinées simples, page 196 ; il le caractérise d'ailleurs comme étant toujours stérile ; il a aussi proposé *Eidamia* (d'après Chodat et Lendner [*loc. cit.*, p. 10]). Noël Bernard, dès les premiers temps de ses travaux, a fait aussi des essais par la méthode de Wahrlich, mais avec plus de précautions (surface lavée au sublimé et à l'eau stérile, puis plongée en bouillon stérile) ; lui aussi, comme Chodat et Lendner, croit pouvoir « assurer que les pelotons mycéliens de l'intérieur des cellules sont bien en continuité avec le mycelium qui s'est développé à l'extérieur » (1) ; de plus, « on obtient toujours le même champignon à partir d'une plante donnée ». Comme Wahrlich, il rapporte au genre *Nectria* les formes obtenues, qu'il ramène à trois espèces, et prévoit l'existence probable de plusieurs autres *Nectria* et *Fusarium*. Tous ces auteurs (excepté Frank, qui n'a pas reconnu de spores) caractérisent les champignons ainsi isolés, par l'existence de conidies : rquées et cloisonnées (*Fusarium*) et aussi de chlamydospores sériées, à membranes épaisses (mégalospores). Bernatsky a tenté l'extraction du champignon des Orchidées, par la méthode de Wahrlich et souvent sans succès ; quand il réussissait, il obtenait comme Wahrlich l'*Hypomyces Vandæ*, allant parfois jusqu'à la forme parfaite à périthèces.

La critique de ces travaux a été faite par Gallaud (2), qui a démontré assez facilement que les genres *Nectria*, *Fusarium*, *Hypomyces*, sont des moisissures banales et ubiquistes, qu'il a pu « obtenir à partir de racines non infestées, de rhizomes et de tiges aériennes, d'écorces d'arbres, de bois mort, d'objets les plus variés... et toujours avec la même constance que lorsqu'il s'agissait de racines infestées » (*ibid.*, p. 113). On pourrait l'accuser de s'y être mal pris en faisant ses ensemencements ; mais, d'autre part, en laissant un temps suffisamment long en

1. *Revue génér. de Botan.*, XIV, 1902, p. 12.
2. *Ibid.*, XVII, 1904, pp. 112-118.

culture les fragments de racine coupée, on en voit partir des moisissures banales ; enfin, des contre-essais consistant à inoculer à de jeunes plantules un *Fusarium* authentique, ont amené l'envahissement général et la mort de ces plantules (p. 119). Il a toutefois fait lui-même des expériences analogues d'extraction, et, poussant plus loin que ses prédécesseurs la recherche des endophytes mis en culture, il a retiré de trente-cinq plantes différentes une dizaine de genres : *Mortierella, Mucor, Trichoderma, Gliocladium, Cephalosporium, Alternaria, Arthrobotrys*, tous signalés dans l'humus par Oudemans et Köning, Moëller, Lendner, etc ; plus *Fusarium, Acrostalagmus* et *Thielaviopsis* qui n'ont pas été trouvés libres dans le sol — le dernier genre avait été signalé par Petri chez le *Podocarpus*, et Gallaud discute et condamne cette attribution. Depuis, N. Bernard a lui-même reconnu (1904) que le *Fusarium* n'est ni un vrai endophyte ni un hôte propre aux racines ; il a rapproché du genre *Oospora* des champignons extraits de racines d'*Odontoglossum*, de *Phalænopsis* et de *Cattleya*, qu'il décrit soigneusement et dont il expérimente de la façon la plus intéressante l'action germinatrice sur les plantules des Orchidées (1). Peklo (1906) croit avoir retiré l'endophyte authentique de *Neottia* (2), mais Burgeff met en doute le bien-fondé de cette assertion.

Devant ces nombreuses divergences, les auteurs les plus récents ont considérablement perfectionné leur technique ; la méthode de prélèvement interne de Matruchot et Molliard, dont nous avons parlé, leur a servi de modèle, et dans les cas assez rares où l'on se contente de couper un fragment des tissus internes pour l'abandonner en tube à salep stérilisé, on emploie les plus minutieuses précautions, dont on aura la description dans le travail de 1909 de Ber-

1. *C. R. Ac. Sc.*, 21 sept. 1903, pp. 483-485. — *Ibid.*, 8 mai 1905, pp. 1272-1273.

2. *Flora*, Bd. XCVI, 1906, pp. 260-275.

nard (pp. 185-186). Gallaud dès 1904 (Thèse p. 117) avait aussi employé le procédé Matruchot-Molliard, mais s'il a parfaitement évité toute contamination extérieure, il n'a pu arriver à faire croître le mycelium endophytique dans ses tubes à culture. Arth. Cotton a aussi tenté la culture pure d'un endophyte (1904).

Mais les plus récents modes de prélèvement du mycelium se font à présent par des procédés un peu différents : celui de Burgeff, exposé pp. 10-11 de son mémoire, consiste essentiellement à enfoncer dans la racine un tube capillaire de verre formant emporte-pièce, et dans lequel glisse un fil de verre formant piston, qui permet d'expulser dans le tube à culture le fragment prélevé. La dernière méthode de Bernard, très audacieuse, consiste à pêcher directement les pelotons d'endophytes dans les cellules, en y plongeant (sous un microscope redresseur à grande distance frontale grossissant 80 fois) un fil de platine emmanché, très fin et se terminant en un anneau ou boucle de diamètre microscopique, le tout stérilisé : « On approche le petit anneau... de manière qu'un peloton et un seul se voie juste en son centre. On baisse alors le fil, il se prend une gouttelette de liquide dans l'anneau et le peloton avec elle... pour semer le peloton, il suffit de toucher le milieu de culture avec le petit anneau (1) ». Une opération si délicate exige certainement, quoiqu'en dise avec trop de modestie l'auteur, une prodigieuse habileté ; elle ne présente pas autant de risques de contamination qu'on pourrait le croire, parce qu'il est facile de s'assurer au microscope, en l'exécutant, de la pureté du peloton extirpé. Trois fois sur quatre la germination en tube du mycelium ainsi prélevé ne se produit pas ; mais quand la culture réussit, on obtient un beau système mycélien, dont les caractères végétatifs aussi bien que les sclérotes formés de filaments moniliformes (l'auteur n'a jamais pu arriver

1. *Ann. Sc. nat.* 1909, p. 184.

à obtenir la forme fructifère parfaite) ont permis à Noël Bernard de considérer ces endophytes comme appartenant au genre *Rhizoctonia* ; il décrit très longuement, avec figures, les particularités de ce mycelium pp. 26-38 de son travail (1909) : je résumerai simplement ses conclusions, en disant qu'il a obtenu trois espèces, très voisines du *Rhizoctonia violacea* Tul. (*Rh. Solani* Kühn) qui attaque, sans leur faire grand mal, les tubercules de la pomme de terre, et présenterait d'après Rolfs une forme fructifère de te *Hypochnus*, type se rattachant lui-même au genre *Corticium*. Il est remarquable que ce mycelium, une fois cultivé en liberté, continue à former (peut-être en moins grand nombre) des pelotons par enroulement spiralé de ses hyphes, comme s'il était encore enclos dans une cellule ; peut-être y faut-il voir une adaptation, presque une habitude prise, comme pour ces animaux habitués à une cage étroite et qui continuent à tourner dans le même cercle une fois transportés dans une cage plus grande : en ce cas il est probable qu'au bout d'un assez long temps de culture extracellulaire le champignon finirait par perdre cette disposition comme il l'avait gagnée, conservée et transmise par un long séjour intracellulaire. Mais comme Bernard observe que ce pelotonnement est normal chez des champignons qui ne vivent jamais dans une cellule, il est probable que l'adaptation et l'hérédité n'ont rien à faire au sujet de ce caractère. Comme je l'ai dit, Bernard n'a jamais observé de spores ; les trois espèces par lui reconnues, se distinguent par la clef suivante, que j'établis d'après ses diagnoses :

A. — Mycelium toujours appliqué et *rampant* sur la paroi des tubes ; filaments moniliformes *non* anastomosés en masses ; pelotons formés par l'enroulement de *nombreux* tours du mycelium : — *Rh. repens*, Bernard (retiré de *Lælio-Cattleya. Spiranthes autumnalis. Paphiopedilum insigne, P. Lawrenceanum, P. villosum, Cymbidium*

Lowianum, *Ærides maculosum*, *Bletilla hyacinthilla*, *Lælia crispa*, *Cœlogyne Massangeana*).

B. — Mycelium émettant des filaments *dressés* en l'air; hyphes moniliformes anastomosées en *sclérotes :*

1° Pelotons formés par *quatre ou cinq tours* seulement du mycelium ; sclérotes *ne dépassant pas 1 millimètre :* — *Rh. mucoroides* Bernard (retiré de *Phalænopsis amabilis*, *Vanda tricolor* et peut-être *Ophioglossum*).

2° Pelotons formés par de *nombreuses* spirales du mycelium ; sclérotes atteignant le *diamètre d'un pois :* — *Rh. lanuginosa* Bernard (retiré d'*Odontoglossum grande*).

Burgeff, qui a fait des essais sur des Orchidées plus nombreuses et moins hétérogènes, donne le nom générique d'*Orcheomyces* aux champignons qu'il en a retirés, et qu'il rapproche des *Oospora* par leurs conidies en œuf ou en baril ; car, pour lui, les chapelets moniliformes qu'il reproduit sur ses photographies (il en est d'identiques aux figures de Bernard : comparez la fig. 4, p. 29, Bernard et la fig. 3, Taf. I, Burgeff ; la fig. 3, p. 26, Bernard et la fig. 5, Taf. I, Burgeff) sont bien des « Konidienketten » dont la formation dépend, selon lui, de la concentration du milieu. Les espèces qu'il distingue dans ce genre sont nombreuses, mais beaucoup ne diffèrent entre elles que par l'habitat, c'est-à-dire par la plante-hôtesse ; quant aux principaux groupes qu'il crée, ils sont basés, comme pour Bernard, sur la formation des sclérotes « aus anastomosierenden Sporenketten », et la présence de filaments aériens ou appliqués. Aussi, p. 209, reconnaît-il que le *Rhizoctonia repens* Bernard est identique aux *Orcheomyces* du groupe *O. psychodis* Burgeff (1), ainsi qu'à ceux d'*Ophrys fusca* et *O. aranifera*, que Burgeff classait dans un second

1. Dans son premier mémoire posthume de 1911 (pp. 228-229), Bernard identifie son *R. repens* aux *O. sambucinæ*, *O. masculæ*, *O. insignis*, *O. apiferæ* (?), *O. loddigesii* Burg. Le *R. mucoroides* serait un peu différent de *O. Cavendishiani* et de *O. tenthrediniferæ* Burg.

groupe dit Type *O. apiferæ*. Le *Rhizoctonia mucoroides* Bern. correspondrait sensiblement au groupe *O. constricti* Burgeff et aux Orchéomycètes de *Vanda suavis* et *Phalænopsis Schilleriana*. Il ne peut établir d'homologie bien nette entre le *Rhizoctonia lanuginosa* Bernard et quelqu'un de ses propres *Orcheomyces* (Bernard, lui, le rapproche sans pourtant l'identifier, de *O. chloranthæ* Burgeff, 1911). Mais il paraît incontestable que les points communs de ces deux récents travaux peuvent être actuellement considérés comme définitivement acquis. En revanche, presque rien n'est encore fait pour la systématique des endophytes des végétaux autres que les Orchidées. Gallaud (1) a proposé, sans se faire d'illusions sur le caractère forcément incomplet et primitif d'une telle classification, la division suivante, que je mets ici sous forme de clef :

A. — Mycelium d'abord *intra*-cellulaire, puis *inter*-cellulaire (*Type* Arum).

(*Arum*, *Ruscus*, *Allium*, *Phalangium*, *Asparagus*, Labiées, *Vincetoxicum*, *Orobus*, etc.).

B. — Mycelium toujours *intra*-cellulaire :

1° *Sans* arbuscules ni sporangioles ; en *pelotons* dans les Pilzwirtzellen, en *Klumpen* dans les Verdauungszellen (*Type* Orchidées).

(Orchidées, *Tamus*, *Psilotum*) ;

2° A sporangioles et arbuscules.

a) Sporangioles et arbuscules *localisés* dans des assises toujours déterminées. Toujours dans des *racines* (*Type* Paris).

(*Paris*, *Viola*, *Colchicum*, *Parnassia*, *Anemone*, *Ficaria*, *Podocarpus*, *Sequoia*, etc.) ;

b) Sporangioles et arbuscules *sans localisation* définie. *Non* dans les racines souterraines (*Type* Hépatiques).

(Hépatiques, Prothalles de Lycopodes).

---

1. *Rev. gén. de Bot.*, XVII, 1904, pp. 65-66.

J'ai dit, et je n'y reviendrai pas, que les endophytes des Orchidées ne sauraient être comparés à ceux des Hépatiques, par exemple ; la classification de Gallaud comprend donc des formations tout à fait différentes ; de plus, elle ne réserve aucune place pour les mycorhizes purement ectotrophes, mais en ceci je suis d'accord avec l'auteur, me refusant à considérer comme une authentique association mycophytique à fonction eusymbiotique cette espèce de parasitisme tardif. Enfin, il eût peut-être été bon d'attribuer un rôle taxonomique à la présence des ponts et boucles d'anastomose, qui rapprochent certains types des Basidiomycètes. Mais il est certain que la question n'est pas encore mûre, et qu'il convient d'attendre de nouvelles données sur les endophytes des plantes à mycorhization constante et précoce, pour pouvoir tenter un travail de systématique à leur sujet.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Pour résumer l'ensemble de ce travail, je remettrai ici sous les yeux du lecteur les principaux points nouveaux que je crois avoir établis et mis en évidence au cours de cette étude : points obtenus souvent par la comparaison et la discussion des résultats exposés par divers autres auteurs autant que par la simple observation de matériaux déjà souvent examinés pour la plupart — il était difficile de ne pas échafauder la majeure partie de ce travail sur les innombrables observations déjà publiées, qui étaient au point de vue matériel une commodité autant qu'une garantie : mais ces points présentés ici me semblent bien constituer des « faits nouveaux » et leur ensemble constituer un corps de doctrine synthétique et rendant suffisamment compte de toutes les particularités et de tous les faits acquis jusqu'ici :

1° J'ai montré que les combinaisons rhizo-mycéliennes ne peuvent être appelées en bloc du même nom de *mycorhizes*, mais qu'elles peuvent appartenir à l'un ou à l'autre des deux types suivants et contradictoires entre eux : — ou bien une association *précoce* (plantule sortant de la graine), *constante* dans toutes ces plantules, manifestement *combattue* par les tissus adultes, et *facultative* chez les racines de formation secondaire ; — ou bien, au contraire, un envahissement relativement *tardif* et s'adressant à des tissus non méristématiques et plus ou moins subérifiés, *irrégulier et facultatif* selon l'infestation du sol (plantations de Pins, Frank et Stahl...), à peu près *indifférent* à la plante-

hôtesse qui ne différencie point en ce cas des cellules-hôtesses ou des cellules-digérantes, *plus répandue* chez les racines de formation tardive que chez les jeunes, et pouvant enfin prendre la forme d'un *revêtement ectotrophique* ou au contraire d'un *lacis endophytique*, avec de nombreuses transitions entre ces deux états, et variations de détail dans la structure et l'aspect de ces réseaux qui se relient même progressivement aux formes franchement parasites et accidentelles.

2° Les vraies mycorhizes (constantes et précoces) sont limitées à l'écorce (surtout externe) de la racine jeune. Les autres envahissent parfois l'endoderme et le rhizome, et leur extension varie beaucoup suivant l'âge de la racine.

3° La vie saprophytique, humicole ou semi parasite (cas du mycosyndrydisme) présente d'une façon à peu près constante un remarquable parallélisme avec l'état de mycorhization : mais je montre (pp. 97, 100) que dans bien des cas tout au moins une partie de ces plantes ne sont que facultativement mycotrophes, et que la richesse en hyphes de l'humus les a infestées dans ce cas ; pour les mycophytes obligatoires au contraire, la vie en sol humeux doit être considérée comme le résultat du besoin qu'elles ont d'hyphes mycorhiziennes — nécessité qui les empêche de s'établir ailleurs, dans des terrains qui ne seraient pas mycorhizés. Le parasitisme pur exclut généralement le mycophytisme.

4° Un caractère d'un parallélisme plus absolu avec l'état mycorhizien, est la vie soit parasite ou semi-parasite, soit sans chlorophylle et souterraine pendant une partie de la vie au moins. L'étude et la discussion du mycophytisme de ces végétaux, fait entrevoir qu'il y a là une nécessité organique et fondamentale pour ces plantes qui ne peuvent se passer ou d'un hôte parasité par elles, ou d'un rhizomycète hébergé par elles : ce qui pour ces plantes mycophytes obligatoires (*et pour elles seulement*) conduit à l'idée d'une symbiose.

5° L'étude de nombreux caractères dont beaucoup n'avaient pas été jusqu'ici étudiés à ce point de vue (plantes grasses, des bords de mer, des montagnes, des marécages, diclines, xérophiles, calcicoles ou silicicoles, ligneuses ou herbacées, carnivores, etc.) me permet de dire que ces caractères ne laissent voir aucune influence de leur part sur le mycophytisme, et que celui-ci doit rechercher ses causes ailleurs que dans les caractères végétatifs;

6° Les caractères reproducteurs permettent au contraire d'établir une loi remarquablement absolue (si l'on tient compte de facteurs accessoires qui s'ajoutent parfois dans des types d'exception) permettant de relier le mycophytisme à la structure de l'appareil reproducteur : jusqu'ici, la seule coïncidence observée entre ces deux ordres de faits, était que le mycophytisme était beaucoup plus développé chez les plantes vivaces que chez les annuelles : j'établis (pp. 124-142) qu'il est à peu près exactement parallèle à la pauvreté de l'embryon en moyens de germination : les mycorhizes (*stricto sensu* tel que je l'ai établi et admis) étant constantes chez les végétaux à graine ou spore très petite, très rudimentaire et sans réserves — ou bien, pour quelques cas, sans chlorophylle — et à développement très lent et très incertain : et elles deviennent de moins en moins constantes et fréquentes à mesure que la graine ou que l'appareil embryonnaire (protonéma, etc.) devient plus riche en moyens de germination et mieux organisé. Fait capital à mon sens, et qui n'avait pas été mis en valeur d'une manière générale jusqu'ici. Accessoirement, le nombre des graines, leur facilité de dissémination, leur remplacement fonctionnel par les parties végétatives de multiplication et de conservation, fournissent des données intéressantes et qui cadrent bien, appliquées aux faits observés dans la nature, avec la théorie générale exposée ci-dessus.

Je considère donc, comme on tend généralement à l'admettre à la suite de Noël Bernard, les hyphes myco-

rhiziennes comme des adjuvants nourriciers associés aux embryons trop pauvres, pour en assurer le développement ; après quoi, elles ne sont plus pour l'adulte (ou du moins la plantule ayant franchi la phase germinative critique pour elle) que des parasites au moins inutiles, dont l'hôte cherche à se débarrasser. Quant aux plantes à pseudo-mycorhyzes inconstantes, tardives et facultatives, je les considère comme purement et simplement parasitées par l'endophyte ou l'ectophyte, contrairement à l'opinion de Frank, et tout au moins dans presque tous les cas.

Quant aux détails accessoires du mycophytisme (nature de l'influence du rhizomycète sur le développement de l'hôte-mycophyte, organes reproducteurs, taxonomie et nature spécifique de ce champignon, procédés d'extraction, de culture et d'inoculation, etc.) je n'ai guère de fait nouveau vraiment positif à présenter à ce sujet, mes recherches personnelles ne s'étant pas étendues sur ce genre de questions auxquelles travaillent actuellement de nombreux chercheurs, mais qui s'écartaient un peu de mon sujet spécial et même de mon point de vue : le but de ce travail étant moins d'obtenir quelques constatations purement matérielles et de signification limitée, que d'arriver à présenter des faits nouveaux qui permettent de formuler des lois plus essentielles et d'une portée plus générale.

Vu et approuvé :

Paris, le 29 mars 1912,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPEL

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 29 mars 1912,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

Pour le Vice-Recteur :

L'Inspecteur de l'Académie,

J. LAMIRAUD

BIBLIOGRAPHIE

Acloque (A.). — Cosmos, n° 1115, 9 juin 1906, p. 626.

— Cosmos, n° 1120, 14 juillet 1906, p. 36.

— Cosmos, n° 1137, 10 novembre 1906, p. 512.

Andersonn (Gunnar). — Studier öfver Finlands Torfmossar... (Bull. de la Commiss. géolog. de Finlande, n° 8. Helsingfors, 1890, pp. 181-210).

Atkinson (G.-F.). — Symbiosis in the roots of the Ophioglossaceæ (Bullet. of the Torrey Botan. Club, 1893, pp. 356 et suiv.).

Atterma (J.-J.). — De Zaadhuit de Angiosp. en Gymnosp. en hare ontwikkeling. — Thèse Groningen, 1901.

Baillon. — Monograph. des Gentianacées. Paris.

Bary (De). — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, 1884.

Beauverie (J.). — Étude d une Hépatique à thalle habitée par un champignon filamenteux. — Comptes Rendus Acad. des Sc., 10 mars 1902, pp. 616-618.

Beer. — Beitr. zur Morphol. und Biolog. der Orchideen (Wien, f°, 44 pages et 12 planches, 1863).

Beijerink. — De invloed der mikroben op de vruchtbaarheit... (Landbouwkundig Tijdschrift, 1904).

Bellevoye et Laurent. — Les Plantations de Pins dans la marine, et les parasites qui les attaquent (Bull. de la Soc. d'Étude des Sc. natur. de Reims, 1897 ; pp. 7 et 19-20).

Bemmelen (Von). — Uber die Ursachen der Fruchtbarkeit de Urwaldbodens. (Landwirtschaftl. Versurchstat. von Nobbe. Bd. XXXVII. Berlin, 1890, 374 pages, 8°).

Benni. — Uber die Enstehung des Humus — Dissertation, Giessen, 1896, 32 pages, 8°.

Bernard (Noël). — Sur la germination du *Neottia Nidus-Avis*. C. R. Ac. Sc., 15 mai 1899, pp. 1253-1255.

Bernard (Noël). — Sur quelques germinations difficiles (Rev. génér. de Botan., XII, n° 108, 1900).

— Étude sur la tubérisation. Thèse de Paris (Rev. génér. de Bot., XIV, 1902).

— Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux. (C. R. Ac. Sc., 1902, pp. 786-708.)

— Mécanismes physiques d'actions parasitaires (Bull. de la Soc. linn. de Caen, série 5, 1903).

— La Germination des Orchidées. (C. R. Ac. Sc., 21 septembre 1903, pp. 483-485.)

— Recherches expérimentales sur les Orchidées (Rev. génér. de Bot., XVI, 1904).

— Le Champignon endoph. des Orchid. (C. R. Ac. Sc., 1904, pp. 828-830.)

— Nouvelles espèces d'endoph. d'Orchid. (C. R. Ac. Sc., 8 mai 1905, pp. 1272-1273.)

— Symbiose d'Orchid. et de divers champignons endophytes. (C. R. Ac. Sc., 2 janvier 1906, pp. 52-54.)

— Les Champignons des Orchidées. Leur rôle et leur utilisation. (Orchis, I, 1906.)

— La Culture des Orchidées dans ses rapports avec la symbiose : Conférence faite à Gand en 1908 (Société royale d'agriculture et de Botanique de Gand).

— L'Évolution et la symbiose (Ann. Sc. nat. Botan. 1909, pp. 1-192, 4 pl).

— Sur la fonction fungicide des bulbes d'Ophrydées. — *Ibid.*, 1911, 9e série, t. XIV, pp. 221-234, 3 fig. (op. posth.).

— Les Mycorhizes des *Solanum*. — *Ibid.*, 1911, pp. 235-258, 12 fig. (op. posth.)

Bernatzky (Jeno). — Adatok az endotroph mykorhizak ismeretéhez — Beitr. zur Kenntn. der endotr. Mycorrhiza (en magyar et en allemand). — Természetrajzi Füzetek XXXII, 1899, pp. 88-110, 2 pl.

— A Gombalakta Gyökerekröl (en magyar, avec traduct. allemande : Uber Mykorrhizen-gebilde). — Természetr. Füzet, XXXIII, 1900, pp. 291-309. Résumé allemand in Beih. z. botan. Centrabl., IX, 1900.

Berthelot (Marcelin). — Recherches sur l'acide humique et les humates (Chimie végétale, Paris, t. IV, p. 120).

— C. R. Acad. Sc., 4 sept. 1905, pp. 433-445.

Berthelot et André. — Sur l'oxydation spontanée de l'acide

humique en terre végétale. — C. R. Ac. Sc., 1892, p. 41.

Bertrand (C.-Eg.). — Rech. sur les *Tmesipteris* (Archiv. botan. du Nord de la France. Lille, 1, 1881. Appendice, p. 598).

Bonnier (Gaston). — Recherches physiologiques sur les plantes vertes parasites (Bullet. scientif. de la France et de la Belgique, 1893, 177). Résumé par R. Ferry in Revue mycolog. n° 69, janvier 1896, pp. 34-35.

— Le Monde végétal, 1 vol. in-12°. Paris, Flammarion, 1907.

Boudier. — Du parasitisme probable de quelques *Elaphomyces*. Bull. Soc. Bot. de Fr., 1876, pp. 23 et 115.

Boulet (Vital). — Sur les mycorhizes endotrophes de quelques arbres fruitiers. (C. R. Ac. Sc., 9 mai 1910, pp. 1190-1192.)

Bourquelot. — Présence d'un ferment analogue à l'émulsine dans les Champignons (Bull. de la Soc. mycol. de Fr., 1894).

Braun. — Die Humussäure in ihrer Beziehung, u. s. w. — Darmstadt, 1884, 83 pages, 8°.

Bruchmann (H.). — Das Prothallium von *Lycopodium*. — Botan. Centralbl., XXI, 1885, pp. 21 et 311.

— Uber das Prothallium und die Keimpflanze von *Ophioglossum vulgatum*. — Botan. Zeitung. Leipzig, 1904, pp. 227-248.

— Uber die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europ. Lycopodien. (Gotha, 1898.)

Brunchorst. — Uber die Wurzelanschwellungen von *Alnus* und der Elæagnaceen. — Unters. aus d. botan. Instit. von Tubingen, II, 1886, pp. 151-177, 1 pl.

Burgeff (Hans). — Die Wurzelpilze der Orchideen, u. s. w. — 1 Band, 220 Seit., 3 Taf. 38 Abbild. G. Fischer. Iéna, 1909.

Büsgen. — Allgemeine Forst-und Jagd-Zeitung, 1901, p. 278.

Campbell. — Germination of the spores of *Ophioglossum* (Annals of Botany, XX, 1906).

Cavara. — Ipertrofie ed anomalie nucleari in sequito a parasitismo vegetali. — Revista d. pathol. veget., vol. V, Firenze (et en français in Revue mycol., XIX, 1897, p. 94).

Cavers (F.). — The New Phytologist, II, 1903, pp. 30-35. London.

— On the structure and biology of *Fegatella conica* (Annals of Botany, XVIII, 1904).

Chemin (E.). — Études sur les tiges et les racines de Charme,

Noisetier et Châtaignier. — Pedone. Paris, 1907, in-8°.

Chodat et Lendner. — Sur les mycorrhizes du *Listera cordata* (Rev. mycol., janvier 1898, XX, n° 77, pp. 10-13) et dans Bullet. de l'Herb. Boissier. Genève, t. IV, 1896.

Clos (D.). — Revision des tuberc. des plantes et des tuberculoïdes des Légumineuses (Mém. de l'Acad. des Sciences Inscript. et Belles-Lettres de Toulouse, 2e série, t. V, 1893, 28 pp.

Correns. — *Schinzia scirpicola*, nov. sp. — Hedwigia, 1897, p. 39. Résumé français (non signé) in Rev. mycol., 1898, n° 77, pp. 40-41.

Costantin (J.). — Les Mucédinées simples. — Paris, P. Klincksieck, 1 vol., 1888.

— Rev. génér. de Botanique, I, 1889, pp. 156 et 257.

Cotton (Artur Disbrow). — Pures cultures of Fungi from orchid mycorhiza. — Naturalist. London, 1904, pp. 53-54.

Czapek (Fr.). — Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen. Jahrb. für wiss. Botan., XXIX, 1896.

Dangeard et Armand. — Observations de Biologie cellulaire, les Mycorhizes d'*Ophrys aranifera* (Revue mycolog., XX, janvier 1898, n° 77, pp. 12-13, et le Botaniste, V, 1897).

Decaisne. — Sur le parasitisme des Rhinanthacées (Ann. des Sc. natur. Botan., 3e série, t. VIII).

Delacroix. — Sur la maladie du Châtaignier (Bull. de la Soc. mycol., 1897, p. 247).

Detmer. — Das Kleine Planzenphysiolog. Praktikum. — Iéna, 1909.

Drude. — Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia Nidus-avis*. Göttingen, Preischrift, 1873.

— Der herzynische Florenbezirk. Leipzig, 1902.

Ducomet (V.). — Contribut. à l'étude de la mal. du Châtaignier (Annales de l'École nation d'agric. de Rennes, 1909, pp. 70). Résumé des conclusions par F. Guéguen, in Bull. Soc. mycol., XXVI, 3e fasc., 1910, p. 368.

Durand. — Étude sur les Santalacées, 1874.

Elenkin (A.). — Die Symbiose als abstrakte Auffassung des beweglichen gleichgewichtes der Symbionten (Bullet. du Jardin Botan. de Pétersbourg, VI, 1906, pp. 1-19). Résumé in Botan. Centrabl., XXVIII, 1906, I, pp. 175-176.

Engler et Prantl. — Die Naturlichen Pflanzenfamilien, 1889-... (*passim*).

Fabre (J.-H.). — Recherches sur les tubercules de l'*Himantoglossum hircinum* (Ann. des Sc. nat. Bot., 4e série, t. III, 1855).

— De la Germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules., ibid., 4e série, t. V, 1856.

Fliche et Grandeau. — Recherches chimiques sur la bruyère commune (Ann. des Sc. agronom., I, 1888).

Frank (Bernhardt). — Die Krankheiten der Pflanzen : ein Handbuch, u. s. w. Breslau, 1880, in-8°.

— Biologisch. Centralbl. Bd. V, 1885, pp. 225-228.

— Uber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze (Ber. der deutsch. botan. Gesellsch., III, Heft 4, 1885, pp. 128-145).

— Neue Mitteilungen über die Mycorrhiza der Bäume und der *Monotropa Hypopitys*. (*Ibidem*, Heft 11).

— Uber neue Mycorhizenformen (Ber. der deutsch. botan. Ges., VI, Heft 8, 1887, p. 359 et suiv.).

— Uber die physiologische Bedeutung der Mycorrhiza (Ber. der deutsch. bot. Ges., VI, 1888, pp. 248-269 et 1 planche).

— Uber der Einfluss welchen das Sterilisiren des Erdbodens auf die Pflanzen Entwickelung ausübt. — *Ibid.*, pp. 87-97.

— Uber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose... (Ber. der deutsch. botan. Ges., IX, 1891). Résumé français (non signé) in Rev. mycol., n° 75, juillet 1897, pp. 104-105.

— Ber. der deutsch. botan. Ges., XXX, 1892. Heft 9. Trad. fr. par Mangin (Rev. myc., n° 68, octobre 1895, pp. 149-154).

— Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1892.

— Die Bedeutung der Mycorrhiza-Pilze für die gemeine Kiefer (Fortswissenschaftl. Centralbl., XXVI, 1894, pp. 185-190).

Frayssé. — Biologie des Phanérogames parasites. — Thèse de Montpellier, 1904.

— Contribut. à la biologie des plantes phanérog. parasites (Rev. gén. de Bot., XIX, 1907, pp. 49-69).

Fritel et Viguier. — Sur un champignon des *Equisetum* fossiles (Rev. gén. de Botan., n° 244, 1909, pp. 143-147).

Früh et Schröter. — Die Moore der Schweiz (Beitr. zur Geolog. der Schweiz. Berne, 1904).

Gallaud (J.). — De la Place systématique des endophytes d'Orchidées. — C. R. Ac. Sc., 22 février 1904, pp. 513-515.

— Sur la nature des champignons des mycorhizes endotrophes. — C. R. Soc. Biolog., LVI, 1904, pp. 307-309.

— Études sur les mycorhizes endotrophes. Thèse Paris. (Rev. génér., de Botan., XXVII, 1905).

Garjeanne. — Uber Mykorrhiza der Lebermoose (Beihefte zu Botan. Centralbl., XV, 1903).

Gautier (L.). — Sur le parasitisme du *Melampyrum pratense*. (Rev. gén. Bot., n° 230, 1908, pp. 67-85).

Germain de Saint-Pierre. — Recherches sur la nature du faux bulbe des Ophrydées (Bull. Soc. Botan., 1855).

Gibelli. — Nuovi studi sulla malattia del Castagno (inchiostro). — Mém. Acad. Sc. de l'Inst. de Bologne, série, IV, t. IV, 1883, pp. 1-32, 5 pl. — Et en français in Arch. de Biolog., italiennes, t. III, pp. 122-152, 3 pl.

Gillman (H). — *Aplectrum* with coral-like roots. — Bull. of Torrey Bot. Club, 1876, pp. 94-95.

Goebel (Karl). — Uber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*. — Botan. Zeitung, 1887, n° 11, pp. 161-168 et 177-190 (1 pl.).

— Uber javanische Lebermoose (Ann. Jard. botan. de Buitenzorg, IX, 1891).

— Pflanzen biologische Schilderungen. — Marburg, I, 1889 ; II, 1891-1892.

— Organographie der Pflanzen. — Iéna, I, 1898 ; II, 1900.

Golenkin. — Die Mykorrhiza-ähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. — Flora, Bd. XL, 1902, pp. 209 et suiv.

Grandeau (L.). — Recherches expérim. sur le rôle des matières organ. dans la nutrition des plantes. —. Nancy, 1878, 127 pages.

Grevillius. — Uber Mykorrhizen bei der Gattung *Botrychium*. Flora, Bd. LXXV, 1895, pp. 445-453. Résumé français (non signé) in Rev. mycol., n° 73, janvier 1897, pp. 33-34.

Griffon (Édouard). — Sur l'Assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes (Ann. Sc. nat., 8e série, t. X, 1899, pp. 1-121).

— L'Assimilation chlorophyllienne chez les Orchidées terrestres. — C. R. Ac. Sc. 1898, II, p. 973.

Groom (Percy). — Contribution of the knowledge of Monocotyled. Saprophytes (Journal Linn. Soc., XXXI, London. 1894).

— On a new Sparophytic Monocotyledon *(Protolirion paradoxum)*. — Ann. of. Bot., IX, 1895, pp. 45-57 et 1 pl.

— On *Thismia Aseroe* and its mycorhiza (Ann. of Botany, IX, 1895, pp. 327-361 et 2 pl).

Grosglick. — Die Mycorhiza, 1885 (en polonais). Résumé allem. in Bot. Centr. XXV, 1887, pp. 136-137.

Guérin. — Développement de la graine des Sapindacées.

Guignard (L.). — L'Émulsine chez les Orchidées. — C. R. Ac. Sc., 23 oct. 1905, pp. 637-644.

Gussow. — Beitrag zur Kenntniss des Kartoffels-Grindes. — Zeitschr. fur Planzenkrankheiten, XVI, 1906.

Hartig (Th.). — Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. Berlin, 1840-1851.

— Centralblatt für Bacteriol. und Parasitenkunde, Bd. III, 1888, Heft. 1-4.

— Uber die symbiotischen Erscheinungen im Pflanzenleben. (Botan. Gentralbl., XXV, 1886, pp. 350-352.)

— Traité des maladies des arbres forestiers (traduct. franç., 1891).

Hartig (Robert). — Tödtung der Bucheckern im Winterlager durch *Mucor Mucedo*. — Forstlich-naturwiss. Zeitschrift, 1897, p. 338 et suiv. Résumé français (non signé) in Rev. mycol., nº 77, 1898, pp. 41-42.

Heckel (Ed.). — Sur la tubérisation de *Solanum Moglia*. — C. R. Ac. Sc., 26 décembre 1905, p. 1254.

Hesselman (H.). — Om mykorrhizabildringar hos arktiche växter. — Bih. till. kön. svenska Vetenkaps. Acad. Handlinger, Bd. XXVI, Afd III, nº 2, pp. 1-46, 3 pl. Résumé franç. Rev. myc., nº 98, avril, 1903, p. 82.

Hiltner (L.). — Uber die Bedeutung der Wurzelknöllchen von *Alnus glutinosa* für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. — Landwirtsch. Versuchstation, XLVI, 1899.

— Beitr. zur Mycorhizafrage. — Naturwiss. Zeitschr. für Land. und Forstwirtschaft. Stuttgart, I, 1903, pp. 9, 25, 1 pl.

— Lafar's Handbuch der technisch. Mykolog,, III, 1908, p. 24.

— Voyez Nobbe.

Hoppe-Seyler. — Uber Huminsubstanzen, ihre Enstehung... u.s.w. Zeitschr. für physiol. Chemie, 1889, XIII, Heft 1-2.

Hovelacque. — Développement et structure des jeunes Orobanches.

Höveler (W.). — Uber die Verwertung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen.— Jahrb. f. wiss. Botan., XXIV, 1892.

Irmisch (Thilo). — Beitr. zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853, pp. 283-316, et 2 pl.

— Beitr. zur vergleichende Morphologie der Pflanzen. Halle, 1856.

Jaccard. (P.). — Les Mycorhizes et leur rôle dans la nutrition des essences forestières. Berne, 1904, 33 pages, 1 pl., 11 fig.

Jacob de Cordemoy (Hubert). — Sur une fonction spéciale des mycorhizes des racines latérales de la vanille. C. R. Ac. Sc., 8 février 1904, pp. 391-393.

— C. R. Ac. Sc. 1906.

Janse. — Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, XIV, 1896, pp. 53-215).

Jennings. — Note on *Corallorhiza innata* and its associated Fungi. Liverpool, 1896.

— and Hanna. — *Corallorhiza innata* and its mycorrhiza. Sc. proced. of the Royal Dublin Society, IX. 1899.

Johannsen (W.). — Lœrebog i plantefysiologi. Kjöbenhavn, 1892, pp. 159-161.

Johow (F,). — Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens. — Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botan. Bd. XVI, 1885, pp. 415-449 et 3 pl.

— Die chlorophyllfreien Humuspflanzen... *ibid.* Bd. XX, 1889, pp. 475-525 et 4 pl.

Juel. — Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Wurzeln. Stockholm, 1884.

— Uber den Pollenschlauch von *Cupressus*. — Flora, Bd. XCIII, 1904.

Kamerling (Z.). — Zur Biolog. und Physiolog. der Zellmembran. — Vorläufige Mitteilung. Iéna, 1897.

Kamiensky. — Les organes végétatifs du *Monotropa Hypopitys*. — Mémoires de la Soc. des Sc. natur et mathém. de Cherbourg, 1881, t. XXIV, p. 5. — Et Botanische Zeitung, 1881, n° 29, pp. 457-461.

— Narzedzia odzywcze korzeniowki *Monotropa Hypopitys*. — Pam. Akad. IX, 1882, pp. 85-100. Résumé allem. in Bot. Sentralbl. XXVIII, 1886, p. 21.

Kaufmann. — Associations mycodrydiques de divers *Cortina-*

rius. — The Botan. Gazette, july 1906, pp. 208-214 (en anglais).

Keller. — Humusbildung und Bodenkultur unter dem Einfluss tierischer Tätigkeit, 1887.

Klebs (G.). — Zur Physiolog. der Fortpflanzung einiger Pilze. I, *Sporodinia grandis* Link. — Jahrb. für wiss. Bot. XXXII, 1898.

Kny und Böttger. — Uber eigentümliche Durchwachsung an den Wurzelhaaren zweier Marchantiaceen. — Verhandl. der botan. Vereins der Prov. Brandenburg, 1879.

Koch. — Die Entwickelung des Samens von *Monotropa Hypopitys*. — Pringsheim's Jahrb. XIII, 1882, 3 pl.

— Die Entwickelungsgeschichte der Orobanchen. — Heidelberg, 1887.

— Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinantheaceen. — Pringsh. Jahrb. XX, 1889, pp. 1-37, 1 pl.

Kramar (Udalrich). — Studie über die Mykorrhiza von *Pirola rotundifolia*. (Bull. internat. de l'Acad. des Sc. de Bohême. Prague, t. VI, 1901, pp. 9-15, 1 pl.).

Kuhn. — Untersuchen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäss-Kryptogamen. Flora, 1899, pp. 421-497.

Kuntze (G.). — Uber Säureausscheidung bei Wurzeln und Pilzhyphen, und ihre Bedeutung. (Jahrb. für wissentsch. Botan. Bd. XLII, 1906).

Lagerheim. — Eine neue *Entorrhiza* (Hedwigia, 1888, p. 261).

Lang (W.-H.). — The prothallus of *Lycopodium clavatum* (Annals of Botany, XIII, 1899, pp. 279-317 et 2 pl.).

— On the prothalli of *Ophioglossum*... Ibid., XVI, 1902, pp. 23-56 et 3 pl. Et Proceed. Roy. Soc. LXVIII, 1901, p. 405.

Laurent. — Recherches expérimentales sur la formation d'amidon de la plante (Bull. Soc. Roy. de Botan. de Belgique, 1888).

Laurent (J.). — Recherches sur le développement des Joncées. Thèse de Paris, 1904, 102 pages.

— Sur la nutrition carbonée des plantes vertes (Rev. gén. de Botan., t. XVI, 1904, nos 181-186).

— Les Facteurs de la structure chez les végétaux. — *Ibid.*, XIX, 1907.

Laloy (L.). — Parasitisme et mutualisme dans la nature. — 1 vol. 8°, 82 fig. F. Alcan, Paris.

Lawes et Gilbert. — On the sources of the nitrogen of vegetation. — London, in-8°, 1860.

Leclerc du Sablon. — L'Évolution des matières de réserve de la Ficaire. (C. R. Ac. Sc., 21 mars 1898, pp. 913-915).

Lecoco. — Études de géographie botanique de l'Europe, t. II et IV.

Ledien (F.). — Die Hybridisation und die Anzucht der tropischen Orchideen auf Samen (Mœller's deutsche Gärtnerzeitung, 1907).

Leitgeb. — Die Luftwurzeln der Orchideen (Denkschrift. der Akad. der Wissensch. Wien., 1865).

— Untersuchen über die Lebermoose, 1881.

Lendner. — Les Mucorinées de la Suisse (3e vol. des Matériaux pour la Flore cryptog. de la Suisse). Wyss, à Berne, 1908.

— (Voy. Chodat et).

Léveillé. — Mémoire sur le genre *Sclerotium* (Ann. Sc. nat. Botan., 2e série, 1843).

Link. — Icones selectæ anatom. botan. Berlin, in-4°, fasc. II, tab. VII, 1840 (germination de *Goodyera procera* et *Angræcum maculatum*).

— Ibid., 1842 (racine de *Botrychium*) ; fascic. IV, pl. IV, in-4o.

Livingston. — Chemical stimulation of a green alga (Bull. of Torrey Botan. Club., XXXII, 1905).

Ludwig (Fr.). — Lehrbuch der niederen Kryptogamen, 1 vol. Stuttgart, Enke, 1892.

Lundstrœm. — Einige Beobachtungen über *Calypso borealis* (Botan. Centrabl. Bd. XXXVIII, 1889, p. 697).

Macdougal. — The mycorrhiza of *Aplectrum* (Bull. of Torr. botan, club. XXV, 1898).

— Saprophytism (Plant World, II, 1898, p. 23).

— Symbiotic Saprophytism (Annals of Botany, XIII, 1899, pp. 1-47, avec 2 pl, et 1 fig.).

— Symbiosis and Saprophytism (Contribut. of the New-York botanic. garden, n° 1, 1899).

Magne (G.). — Note sur le champignon filamenteux endophyte des Orchidées (Journ. Soc. d'hist. natur. de Fr., 1904, pp. 426-430).

— Effets des microorganismes sur la germination des graines d'Orchidées, 15 pages, 1905.

Magnus (P.). — Uber einigen Arten der Gattung *Schinzia*. — Ber. der deutsch. botan. Gesellsch. Bd. VI, 1888, pp. 100-104, 1 grav.

Magnus (Werner). — Studien an der endotroph. Mycorrhiza von *Neottia Nidus-avis* (Jahrbüch. für wiss. Botan., 1900. Bd. XXXV, Heft 2, pp. 205-274, 3 Taf.). Résumé franç. in Rev. mycol., 1902, n° 94, pp. 67-70.

Malguth (R.). — Biolog. Eigentümlichk. der Früchte epiphytisch. Orchideen. Inaugur. Dissert. Breslau, 1902.

Mangin (L.). — Sur les réactifs iodés de la cellulose (Bull. Soc. botan. de France, 1888).

— Sur la présence des composés pectiques dans les plantes (Journ. de botan., 1892).

— Sur la structure des mycorhizes. — C. R. Ac. Sc., 2 mars 1898, pp. 978-981.

— Sur les Mycorhizes. — Cinquantenaire de la Soc. de Biol. (Bullet., 1899, n° 57, p. 399).

— Sur une méthode d'analyse des tissus envahis par les champignons parasites. — C. R. Soc. Biol., 1896.

— Observation sur la membrane des Mucorinées (Journ. de Botan., 1899).

— Sur la maladie du Châtaignier causée par le *Mycelophagus Castanæ*. — C. R. Ac. Sc., 10 février 1903. Analyse dans Rev. mycol., 1903, n° 99, p. 121.

Marcuse. — Anatom. biolog. Beitrag zur Mycorrhizenfrage. — Inaugur. Dissert. Iéna, 1902 (Dessau, H. Franke, 1902, p. 37, 1 pl.).

Matruchot et Molliard. — Recherches sur la fermentation propre. (Rev. génér. de Botan., 1902).

Meinecke. — Beitr. zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora, 1894, pp. 131-203.

Meschinelli. — Fungorum fossilium omnium Iconographia, 1902.

Meyer (Arth.). — Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze... Botan. Zeitung, 1902.

Milde. — Botrychiorum monographia. — Verhandl. der königl. zoolog. botan. Gesellsch. in Wien, 1869.

Molisch (H.). — Uber Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische substanzen. — Sitzungsb. der kaiserl. Akad. Wien (Mathem. naturw. Abteil) Bd LXLVI, 1887.

Mollberg. — Untersuchen uber die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. — Jenær Zeitschrift, XVII, 1884.

Möller (A.). — Zeitschr. für Forst. und Jagdwesen. Bd XXXV 1903, pp. 324-330,

Möller (A.). — Untersuch. über ein-und zwei-jährige Kiefern in märkischen Sandboden. (*Ibid.* Bd XXXIV, 1902, pp. 197-215).

— Uber Mykorrhizen. — Verhandl. der Gesellsch. deutsch. Naturforschr. (Leipzig). Bd II, 1904, pp. 190-191.

Molliard. — Sur l'action des microorganismes dans la format. d'un tuberc. chez les radis. (C. R. Soc. Biol., 25 octobre 1902, 2 pages).

Molz. — Uber die Bedingungen der Enstehung der durch *Sclerotinia fructigenia* erzeugten Schwarzfäule der Äpfel. — Centralbl. für Bacteriol., II, p. 17, 1906.

Muller (P.-E.) — Studien auf Waldhumus, 1878 (Résumé par l'auteur in Botan. Centralbl. Bd XXVI, 1886, pp. 22-26, 5 fig.).

— Bemerkungen über die Mykorrhizen der Buche (Résumé in Bot. Centr., 1886, n° 14, p. 22).

— Studien über die natürlichen Humusformen. Berlin, 1887, 324 pages. 8°.

— Recherches sur les formes natur. de l'humus. (Ann. de la Sc. agron. franç. et étrang. Nancy, I, 1889).

— Nouvelles recherches sur les mycorrh. des arbres forest. (en danois). — Tidskr. Skow. Kjœbenhavn, 1904, p. 77-116.

— Id. (en français). — Bullet. de l'Acad. Roy. des Sc. et lettres de Danemark, 1902, pp. 249-256.

Nægeli. — Pilze im Inneren von Zellen. — Flora, 1842, p. 278 et seq.

Namylowski (Boleslas). — Une nouvelle Mucorinée retirée du sol et cultivée (Annal. mycologici, VIII, n° 2, pp. 152-155).

Neger. — Ein Beitrag zur Mykorrhiza-Frage (Naturwiss. Zeitschr. für Land-und Forstwirtschr. Stuttgart, 1903, pp. 372-376).

Němec (Bohumil). Die Mykorrhiza einiger Lebermoose (Berichte der deutsch. bot. Ges., 1899, Bd. XVII, Heft., 8, pp. 311-317).

— Uber die Mykorrh. bei *Calypogeia Trichomanis* (Beihefte zur Bot. Centr., XVI, 1904, pp. 253-268, 1 pl.).

Nikitinsky. — Uber die Beeinfluss. der Entwickl. einiger Pilze durch ihre Stoffwechselprodukte (Jahrb. für wiss. Bot. XL, 1904).

Noack (F.). — Uber Mykorrhizenbildende Pilze (Botan. Zeitung, XLVII, n° 24, 1889, pp. 389-397, et 1 pl.).

— Uber Schleimranken in den Wurzelintercellularen eini-

ger Orchideen (Ber. der deutsch. bot. Ges. X, 1892. pp. 645-652, et 1 pl.).

Nobbe und Hiltner. — Die endotr. Mycorrh. von *Podocarpus* und ihre physiol. Bedeutung (Landwirtsch. Versuchsstat. Bd. LI, 1899, p. 241).

Oliver (F. W.). — Studies in Fossil Fungi (New Phytologist, II, 1903, p. 49 et suiv.).

Ollech (Von). — Uber den Humus und seine Beziehung zur Bodenfruchtbarkeit. Berlin, 1890, 8, pp. 32.

Osborn (T. G. B.). — The lateral Roots of *Amyelon radicans*, and their Mycorhiza (Annals of Botany, XVIII, oct. 1909, pp. 603-612, 2 pl.).

Oudemans. — Uber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen (Verhandl. der königl. Akad. van Wetensh, Amsterdam, IX, 1861).

Oudemans et Köning. — Prodrome d'une flore mycolog. isolée de la terre humeuse (Archives néerland des Sc. exactes et natur., Série II, t. VII, 1902, pp. 266-298, 41 pl.).

Péchoutre (F.). — Contribut. à l'étude du développement de l'ovule et de la graîne des Rosacées (Ann. Sc. natur., 1902, 16e série, t. I, pp. 1-160).

Peklo (Jaroslaw). — Kotazce mykorrkizy u Muscinei (Rozprany Abhandl. der böhm. Akad. Prag, XII, 1903, 21 p. 1 pl.) (en tchèque. Résumé en allemand : Einiges über die Mycorhiza bei den Muscineen, in Bot. Centr., 1904) et Bull. internat. de l'Acad. Sc. Bohême, VIII, 1903.

— Zur Lebengeschichte von *Neottia Nidus-avis* (Flora, 1906, Bd. 96, pp. 260-275).

Peltrisot. — Développement et structure de la graîne des Ericacées. — Thèse de Paris. J. Mersch, 1904, 86 pp., 173 fig.

Penzig (O.). — Beitrage zur Kennitniss der Gattung Epirrhizantes (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, XVII, 1901).

Perrin (G.). — Recherches sur le développement des prothalles des Polypodiacées. — Thèse de Paris, 1908. P. Raclot, Clermont-Ferrand, 144 pp.

— Influence des condit. extér. sur le développement des prothalles des Polypodiacées. (C. R. Ac. Sc., 24 août 1908, p. 434).

Perrot. — Anatomie comparée des Gentianacées.— Thèse Paris, 1899 (Ann. Sc. nat., 1899, 8e série, t. VII, pp. 105-292, 9 pl., 28 fig.).

Petri. (L.). — Ricerche sul significato morfologico e fisiologico dei prosporoide (sporangioli di Janse) nelle micorize endotr. — (Nuovo Giornale botanico italiano, X, 1903, pp. 541-562).

Pfeffer (W.). — Uber fleischfressende Pflanzen, und über die Ernährung... u. s. w. — Landwirtsch. Jahrbuch, 1877.

— Pflanzenbiologie, Bd. I, 1897 (édition française par J. Friedel : Steinheil, Paris).

Planchon. — Sur la maladie des châtaigniers. C. R. Ac. Sc., 1879, p. 383.

Prillieux (E.). — De la struct. anatom. et du mode de végétat. de *Neottia Nidus-avis* (Ann. Sc. nat. Bot. 4e série, t. V, 1856).

— Observat. sur la germin. de *Miltonia spectabilis* et de diverses autres Orchidées, ibid., 4e série, t. XIII, 1800.

— Étude du mode de végétat. des Orchidées, ibid., 5e série t. VII, 1867, 54 pp. 5 pl. (p. 23).

Prillieux et Rivière. — Observ. sur la germin. et le développement d'une Orchidée (*Angræcum maculatum*), ibid., 4e série, t. V, 1856.

Rabenhorst. — Kryptogamen-Flora. Pilze und *passim*.

Raciborsky. — Biologische Mitteilungen aus Java. (Flora, Bd LXXXV, 1898, pp. 325-355).

Rees (Max.). — Uber *Elamophyces* und sonstige Wurzelpilze. Ber der deutsch. bot. Ges. Bd., III, 1885, p. 293.

Reinityer. — Uber die Eignung der Humussubst. zu Ernähr. von Pilzen. (Botan. Zeit. Jahrg, 1900, p. 59-78).

Reinke. — Zur Kenntniss des Rhizomes von und *Corallorhiza* und *Epipogon*. (Flora, LVI, 1873, p. 145).

Reissek. — Die Endophyten der Pflanzenzelle. (Wien, Naturev. Abhandl. 1847, p. 31 et suiv.

Renault. — Sur la constitution de la tourbe. — C. R. Ac. Sc. 1898, p. 825, et Ann. Sc. nat. 1896.

Resa. — Sarrauw parle d'un travail de cet auteur sur le Hêtre (1877), dont je n'ai pu retrouver la trace.

Revue générale de botanique, passim.

Revue mycologique (Toulouse), passim.

Rimbach. — Uber die Lebenswiese des *Arum maculatum* (Berichte der deutsch, botan. Gesellsch., 1897).

— Lebensverhältnrisse des *Allium ursinum* (Berichte der deutsch. botan. Gesellsch, 1897).

— Biolog. Beobachtungen an *Colchicum autumnale* (Berichte der deutsch, botan. Gesellsch., 1897).

Royer. — Flore de la Côte-d'Or, 1881, 2 vol, (*passim*).

Rozb. (E.). — Histoire de la pomme de terre. Paris, 1898 (J. Rothschild).

Russow. — Vergleichende Untersuch. der Leitbündel-Kryptogamen. — Mém, Acad. impér. Sc. de Pétersbourg, 7e série T. XIX, 1872, pp. 107-118.

Salisbury. — On the germination of tge seeds Orchidesæ. (Transact. Linn. Society, VII, 1804).

Sarrauw (Georg). Rodsymbiose of mykorrhiser sœrlirg hos Skovtrœerne. (Botanisk Tidsskrift, Kjobenhavn, XVIII, 1893, pp. 127-259, 2 pl. ; en danois : résumé allemand par l'auteur, in Beihefte zum Bot. Centr. VI, 1896, pp. 24-27).

— Sur les mycorrhizes des arbres forestiers, et sur le sens de la symbiose des racines. (Rev. myc. 1903, n° 100, pp. 157-172).

Schacht (H.). — Beitr. zur Anatom. und Physiol. der Gewächse. VII, über die Fortpflanzung der deutschen Orchideen. (Monatsberichte der Berliner Akad. der Wissensch, 1854, VII).

— Zur Entwickelungsgeschichte der *Monotropa Hypopitys*. — Beitr. zur Anat. und Physiol. der Gewächse. Berlin. 1854, p. 54.

— Les Arbres, traduct. franc. par E. Morren. Bruxelles et Paris (Rothschild) 1865, p. 200, pp. 371-372,

Schimper (W.). — Pflanzen-Geographie. Iéna (G. Fischer) 1898, pp. 118-124.

Schleiden. — Grundzüge der wissenschaftl. Botanik, IIIte Auflage, 1849, Bd. I, S. 303.

Schlicht. — Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mycorrhizen. Inaug. Dissert, Berlin, 1889.

— Uber neue Falle von Symbiose der Pflanzenwurzeln mit Pilzen. (in Ber. der deustch. bot. Ges. VI. 1888, pp. 269-272).

— Voir Landwirthsch. Jahrb. 1889, p. 447.

Schulze. — Uber den Humus und seine Beziehungen zum Leben der Pflanzen. (Schweiz. landwirtsch. Jahrbuch, 1901. p. 3).

Servettaz (C.). — Les Eléagnacées, 1909.

Seynes (G. de). — Sur la maladie des Châtaigniers. (C. R. Ac. Sc., janvier 1879).

Shibata (K.). — Cytologische studien über die endotr. mycorrh. (Jahrb. für wiss. Botan. Bd. XXXVII, 1902, Heft 4, p. 643).

Solms-Laubauch (Von). — Der Aufbau des Stocks von *Psilotum triquetrum* (Ann. Jard. botan. Buitenzorg, IV, 1884).

— Ueber den Bau und Entwick. der... parasit. Phanerog — Pringsh. Jahrb., VI, 1868.

Stahl (E.). — Der Sinn der Mycorrhizenbildung. — Jahrb. für wiss. Botan., 1900. Bd. XXXIV, Heft 4, pp. 539-668.

Strasburger, Noll, Schenck und Schimper. — Lehrbuch der Botanik, 5te Auflage, 1902 (G. Fischer, Iéna), pp. 176-177 (auct. Noll).

Ternetz (Charlotta). — Assimilation des atmosphœrisch. Stickstoffs durch einen torfbewohnenden Pilz (Vorl. Mitt. Bericht, der deutsch. botan. Gesell. Bd. XXII, 1904).

— Uber die Assimil. des atmosph. Stickstoffs durch Pilze (Jahrb. für. wiss. Bot., XLIV, 1904, pp. 353-408).

Thomas. — The genus *Corallorhiza* (Botan. Gazette, 1893).

Treub. — Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées (Naturk. Verhandl., XIX. Amsterdam, 1879).

— Études sur les Lycopodiacées (Ann. Jard. botan. de Buitenzorg, 1884-1890, t. IV, p. 124; t. V, p. 110; t. VII, p. 147; t. VIII, p. 12).

Tubeuf (Von). — Die Haarbildungen der Coniferen (Sonderabhandlungen an d. forstl. naturwiss. Zeitschr. München, V, 1896).

— Mykorrhizenbildung der Kiefer auf Hochmoor (Naturwiss. Zeitschr. für Land. und Forst-wirtschaft. Stuttgart I, 1900).

— Beiträge zur Mykorrhizenfrage. (*Ibid.*, III, 1903, pp. 67-82 et 284-285).

Tulasne. — Passim, et presta : Selecta fungorum carpologia, I, Paris, 1861. — Et Fungi Hypogœi, 1851.

Tieghem (Van). — Observat. sur la Ficaire (Ann. Sc. natur. Bot., 5e série, t. V, 1866).

— Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Ibid., t. XIII, 1870, (pp. 107-113.

Vittadini. — 1843. Mémoire cité, que je n'ai pu retrouver.

Vochting. — Uber die Bildung der Knollen. Kassel, 1887.

— Zur Physiol. der Knollengewächse (Jahrb. für wiss. Botan., 1900. Bd. XXX, Heft 4, ss. 1-148).

— Uber die Keimung der Kartoffelknolle, Experim. Unters. (Botan. Zeitung, LX, 1902).

Vuillemin (P.). — Les Mycorrhizes (Bull. Soc. des Sc. natur. de Nancy, 15 nov. 1889, 10 p. 15 fig.

— L'Association pour la vie. Ibid. 1902, 24 pp.

— Antibiose et symbiosc. — Assoc. franç. pour l'avanc. des Sc. — 1899.

Waage. — Uber haubenlose Wurzeln den Hippocast. und Sapindeacen (Ber. der deut. bot. Ges., 1891).

Wahrlich (W.). — Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze (Botan. Zeitung, XLIV, 1886, pp. 481-497). Résumé français, par Lendner in Rev. mycol., 1898, n° 77, pp. 1-8.

Warh (Marshal). — « Sypnosis ». — Ann. of Botany, 1899, pp. 549-559.

Warming (Eug.). — Quelques Burmanniacées (Bull. de l'Acad. roy. des Sc. et lettres de Danemark, 1901, pp. 173-188, 2 pl.

— Lehrbuch des ökolog. Pflanzengeogr. (édit. allem. par Knoblauch. Berlin, 1896), pp. 90, 99-100, 104, 329-330.

Weber. — Veränderungen in der Vegetation der Hochmoore (Mitteil. des Vereins zur Förderung der Moorkultur in Deutsche Reiche. Bd XII, n° 17, 1894, 399 p.).

Weiss (F.-E.). — A mycorrhiza from the lower Coal-Measures (Ann. of Botany (Oxford), 1904, XVIII, pp. 256-265, 2 pl. 1 fig.).

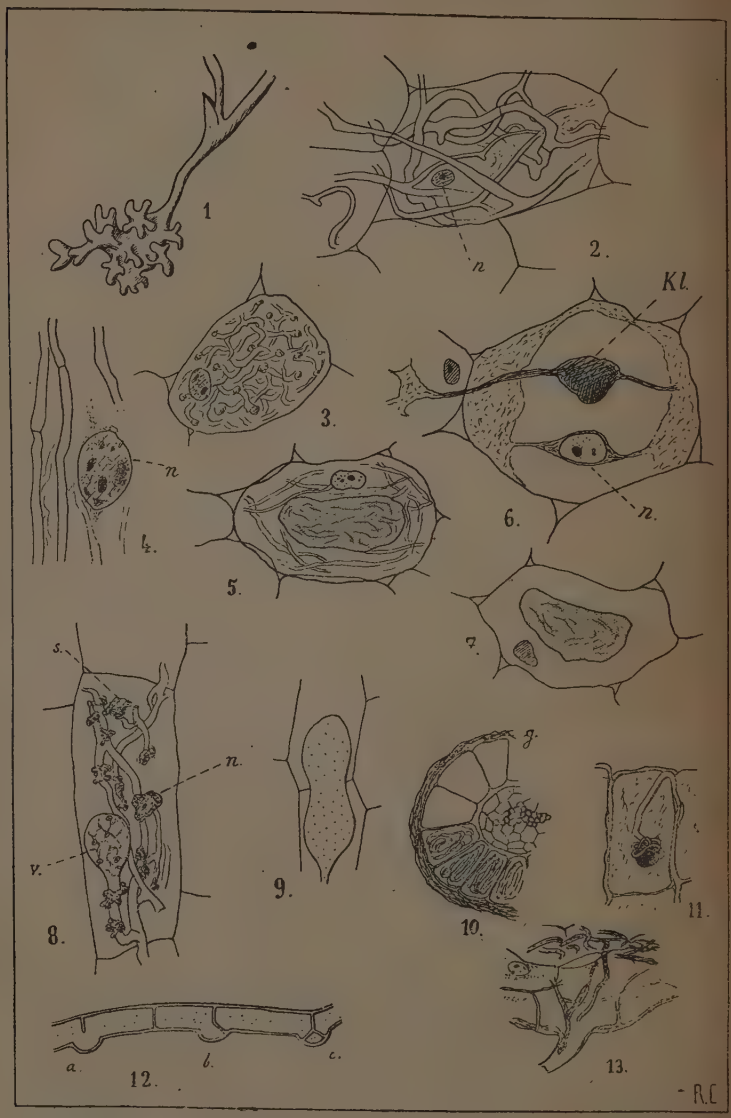
Wollny (Ewald). — Uber die Tätigkeit niederer Organismen im Boden. — Braunschweig, 1883, 26, p. 8.

— La Décomposition des matières organiques et les formes d'humus, 1 vol. 8°. — München, 1891, traduct. franç., par E. Henry (Paris et Nancy, Berger-Levrault), 1902.

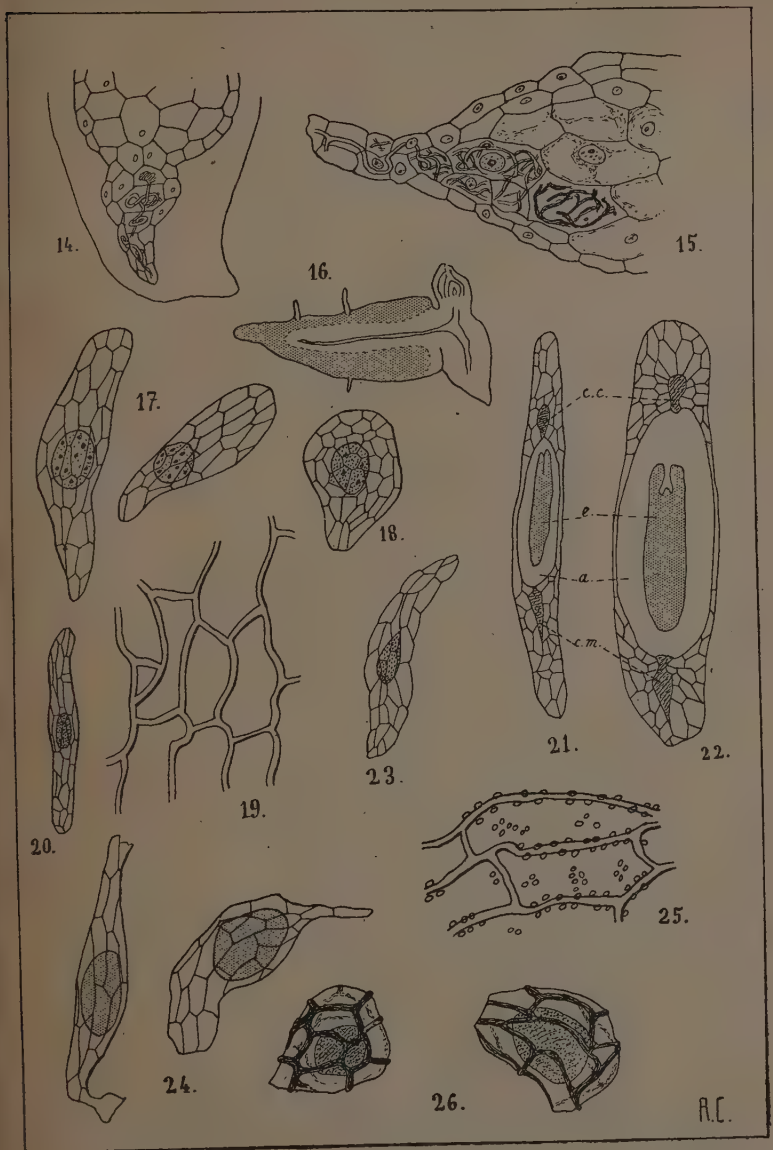
Woronine (Michel). — Observations sur certaines excroiss. que présentent les racines de l'Aulne et du Lupin (Ann. Sc. nat., 1867, pp. 75-86, 1 pl.).

Zopf. — Ueber die Wurzelbräune der Lupinen (Zeitschr. für Pflanzenkrankheiten, I, 1891).

— Ueber Nebensymbiose (Parasymbiose). — Berichte der deutsch. bot. Ges., XV, 1897, pp. 90-92.



R. Ceillier del. *Bertin sc.*



R. Ceillier del. *Bertin sc.*

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE I

1. Pied de *Bagnisia episcopalis* Becc. (Burmanniacées) avec ses racines coralloïdes (d'après Engler et Prantl).
2. Cellules infestées dans une racine de *Limodorum abortivum* (coupe longitudinale). Gross. × 290.
3. Une cellule-hôtesse (*Pilzwirtzelle*) de la même racine, en coupe transversale. — Même grossissement (1).
4. Hyphes et noyau dans une racine de *Plathanthera chlorantha* en coupe longit. (d'après H. Burgeff). Gr. × 300.
5. Formation d'un *Klumpe* aux dépens des hyphes dans une Verdauungszelle de *Limodorum*. Gr. × 280.
6. Id. à un stade plus avancé, dans une Verdauungszelle dont le plasma est particulièrement abondant et réactif. *N*. noyau ; *kl*. Klumpe. Même grossissement (2).
7. Endophyte transformé en Klumpe dans une Verdauungszelle de *Limodorum*, Même grossissement.
8. Endophyte de *Solanum Dulcamara* (d'après N. Bernard). *N*, noyau ; *v*, vésicule ; *s*, sporangiole. Gr. × 510.
9. Vésicule d'un endophyte dans un cellule de la racine de *Parnassia palustris* (d'après Gallaud). Gr. × 340.
10. Mycorhize ecto-endotrophe (*Pilzmantel*) de *Pirola rotundifolia* (d'après Udalrich Kramár). Gr. × ?
11. Une cellule infestée et hypertrophiée dans l' « épiderme » *(sic)* de *Pirola* (d'après Ud. Kramár). Gr. × ?
12. Trois stades (*a, b, c*), de la formation d'une boucle en pont dans une hyphe mycorhizienne de *Pirola* (d'après Ud. Kramár, modifié). Gr. × 1.000.
13. Hyphes de l'endophyte émigrant par un poil de la racine chez *Platanthera chlorantha ;* le poil est sectionné au milieu de sa longueur (d'après une microphotographie de Burgeff). Gr. × 107.
14. Plantule déjà infestée de *Lælia*, vue à travers son tégument (d'après N. Bernard). Gr. × 67.
15. Plantule (un peu plus âgée) de *Lælio* × *Cattleya* (d'après Burgeff). Gr. × 173.

---

1. Comparer avec la photographie donnée par Burgeff, *loc. cit.*, p. 103, fig. 20.
2. Comparer avec la fig. 4 de la pl. CLXXXI de la *Revue mycologique*, n° 77, janvier 1898.

16. Jeune plantule (en mai) d'*Orchis* ; la région infestée est teintée de gris (d'après N. Bernard). Gr. × 4.
17. Graines de *Listera ovata* ; l'embryon encore indifférencié est vu à travers le tégument réticulé. Gr. × 56.
18. Graine de *Stanhopea oculatapea* (orchidées), d'après H. Pfitzer. Gr. × ?
19. Réseau du test de la graine de *Listera ovata* ; Gr. × 235.
20. Graine de *Burmannia longifolia* Becc. (d'après Engler). Gr. × ?
21. Graine de *Ledum groënlandicum* (Ericacées). Gr. × 113 : d'après Peltrisot. — *ce*, cavité chalazienne oblitérée ; *cm*, cavité mycropylaire oblitérée ; *e*, embryon ; *a*, albumen.
22. Graine de *Kalmia angustifolia* (id.). Gr. × 84 (id.).
23. Graine de *Chimaphila umbellata* (Pirolacées) d'après Engler et Prantl. Gr. × ?
24. Graine de *Pirola minor*. Gr. × 100.
25. Réseau du tégument de cette dernière graine. Gr. × 440.
26. Graines d'*Orobanche epithymum*. Gr. × 52.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Question de Géologie. — Déplacements des lignes de rivage à l'époque éonummulitique dans le bassin anglo-parisien.

Question de Zoologie. — Organisation et développement des Phyllopodes.

Vu et approuvé :
Paris, le 29 mars 1912,
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
PAUL APPELL

Vu et permis d'imprimer :
Paris, le 29 mars 1912,
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
Pour le Vice-Recteur :
J. LAMIRAUD

Imprimerie Jouve & C^ie^, 15, rue Racine, Paris — 1475-12